ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

NEUVIÈME SÉRIE

TOME XVII

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1913

Tous droits de reproduction, de traduction et d'adaptation
réservés pour tous pays.

3589

LES ACTIONS POLAIRES DANS L'EXCITATION GALVANIQUE DU NERF MOTEUR ET DU MUSCLE

Par Henry CARDOT
AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

INTRODUCTION.

De toutes les questions qui se posent à propos de l'excitation électrique des tissus, il en est peu qui aient été abordées aussi anciennement que celle de savoir quel était le rôle de chacun des deux pôles du courant dans la mise en jeu du processus d'excitation ; peu aussi sont restées, jusqu'à ce jour, plus vagues, plus incertaines. Il est vrai que, dès 1859, Pflüger paraît avoir eu une conception très simple, très schématique des phénomènes polaires ; mais d'autres physiologistes ont apporté, dans la suite, des documents qui semblaient restreindre singulièrement la portée de sa loi d'excitation. Aussi, dans ce domaine des connaissances électrophysiologiques, à la clarté initiale s'est substituée la plus fâcheuse confusion.

En exprimant que le nerf n'était excité électriquement que par l'apparition du catélectrotonus et la disparition de l'anélectrotonus, Pflüger rapportait l'excitation de fermeture au pôle négatif, celle d'ouverture au positif.

Sans doute, la connaissance plus précise des phénomènes physico-chimiques qui s'accomplissent dans un conducteur électrolytique parcouru par un courant, spécialement celle de la polarisation des membranes dont Nernst a indiqué le rôle dans l'excitation, devait-elle faire considérer cette théorie comme une première approximation et la relation de causalité établie entre l'électrotonus physiologique et l'excitation

comme sujette à révision. Il semble, en particulier, qu'il s'agit, dans l'électrotonus d'une part, dans l'excitation de l'autre, de processus se développant avec des vitesses différentes. Il ne s'ensuit pas, en revanche, que la localisation des excitations de fermeture et d'ouverture ne soit pas conforme à l'énoncé du physiologiste allemand. Il semble, au contraire, que la théorie de Pflüger conserve, à ce point de vue, toute sa valeur et que l'excitation ne se produise effectivement que là où apparaît le catélectrotonus et là où disparaît l'anélectrotonus.

Pourtant, un certain nombre d'observations ont paru être de nature à retirer à l'idée précédente une part importante de sa valeur et de sa généralité. Telles sont les constatations faites sur les tissus pathologiques dégénérés, pour lesquels l'excitation de fermeture semble souvent être liée à l'action du pôle positif, celle d'ouverture à l'action du pôle négatif. Même sur les nerfs et les muscles normaux, il a paru possible de mettre en évidence une excitation de fermeture à l'anode, une excitation d'ouverture à la cathode, et certains physiologistes ont été jusqu'à soutenir que l'excitation n'était pas un processus polaire, mais pouvait se produire sur toute la longueur du segment parcouru par le courant. La théorie de Pflüger perdait ainsi toute signification.

C'est avec la notion qu'il existait des excitations de fermeture à l'anode, d'ouverture à la cathode, avec l'idée que les actions des deux pôles pouvaient réellement s'interchanger, que j'ai entrepris des expériences pour déterminer quelles étaient les conditions du phénomène d'inversion de la loi polaire et pour chercher par quel mécanisme il pouvait être expliqué. On verra, par la lecture de cette exposé, que je termine mon étude avec une conception singulièrement différente de la précédente.

Ce travail a été commencé en 1909 dans le laboratoire de physiologie générale de la Sorbonne, et poursuivi, à partir de 1911, dans celui du Muséum d'Histoire naturelle. Durant toute cette période, j'ai eu la bonne fortune de travailler sous la direction de Monsieur L. Lapicque. Je dois à ce maître plus que les conseils éclairés qui m'ont guidé au cours de mes recherches, et ce m'est une joie de le remercier des précieux témoignages

d'amitié qu'il m'a prodigués et de l'assurer de mon profond dévouement.

Je dois beaucoup également à Monsieur le Professeur Dastre, dont l'enseignement a contribué à m'orienter vers les recherches de physiologie expérimentale et qui m'a donné, à maintes reprises, les marques d'un bienveillant intérêt. Qu'il me permette de lui exprimer respectueusement mes sentiments de gratitude.

A Monsieur le Professeur L. Joubin, dans le laboratoire duquel j'ai travaillé comme boursier de doctorat au Muséum, j'adresse l'expression de ma vive reconnaissance pour l'intérêt qu'il n'a cessé de me témoigner au cours de mes études.

A l'exception de celles relatées dans le chapitre de l'excitation du muscle et de celles ayant pour but la localisation de l'excitation de fermeture et l'inversion de la loi polaire par l'acide carbonique, toutes les recherches exposées dans les pages suivantes ont été faites en commun avec Monsieur Henri Laugier et lui appartiennent autant qu'à moi. C'est avec un plaisir très vif que j'évoque ici notre étroite et amicale collaboration.

Au début de cette thèse, je ne saurais passer sous silence tout ce que je dois, comme biologiste, à mon père qui a su, plus que tout autre maître, éveiller en moi la curiosité des choses de la nature et me guider dans leur observation.

CHAPITRE PREMIER

LOCALISATION DES EXCITATIONS SUR LE NERF NORMAL

POSITION DE LA QUESTION

L'excitation électrique d'un tissu, nerf ou muscle, est dite couramment *bipolaire*, lorsque les deux électrodes excitantes sont telles que leurs surfaces de contact avec le tissu considéré soient aussi égales que possible. Dans un tel dispositif, le courant entre dans le conducteur électrolytique qu'est le nerf ou le muscle, et en sort, par deux surfaces identiques ; il possède donc, à l'entrée et à la sortie, la même densité, c'est-à-dire la même intensité par unité de surface, et c'est

cette densité, et non la valeur absolue de l'intensité, qu'il importe de considérer dans l'excitation électrique.

On fait, par exemple, de l'excitation bipolaire lorsqu'on pose deux électrodes identiques, métalliques ou liquides, sur un sciatique de grenouille mis à nu (fig. 1, A). On en fait encore en pratiquant l'excitation du nerf au travers de la peau par deux électrodes semblables placées en deux points différents, mais toutes deux au niveau du trajet du tronc nerveux; seulement, dans ce second cas, le courant aborde le nerf et le quitte avec des densités bien moindres que dans le premier, en supposant l'intensité constante, et l'effet de l'excitation en est considérablement diminué.

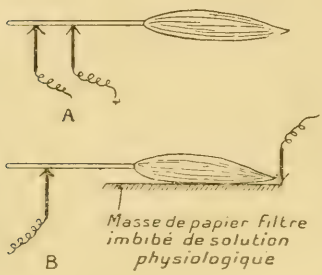


Fig. 1. — A, dispositif schématique d'excitation bipolaire. — B, dispositif schématique d'excitation monopolaire.

Dans les conditions d'excitation bipolaire, il est admis, sans contestation, que l'excitation qui naît à la fermeture du courant galvanique a son point de départ à l'électrode négative; celle qui se produit à l'ouverture part, au contraire, de l'anode (1). Pflüger, reliant cette notion à celle de l'électrotonus physiologique, a énoncé que le nerf est excité par le développement des modifications catélectrotoniques et par la disparition des modifications anélectrotoniques. Il y a donc, d'après cette conception, une localisation polaire de l'excitation et le fait énoncé par Pflüger n'a pas tardé à être solidement établi par l'expérience. Von Bezold (2) a excité un segment nerveux assez long par le courant galvanique et a mesuré le temps perdu qui sépare la fermeture du courant du début de la contraction musculaire; il a constaté que ce temps est plus grand en courant ascendant qu'en descendant, c'est-à-dire lorsque la

(1) Pflüger. — *Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus*, Berlin, 1859.

Chauveau. — *Journ. de la physiologie*, 1859, p. 490, 533, et 1860, p. 52, 274, 458, 534.

(2) Von Bezold. — *Allgemein. Med. Centralzeitung*, 1859, n° 25; *Monatsberichte der Berliner Academie*, 1860, p. 736; *Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln*, Leipzig, 1861, p. 266.

cathode est plus éloignée du muscle. Inversement, en faisant la même détermination pour la secousse d'ouverture, il a trouvé le temps perdu plus considérable pour le courant descendant que pour l'ascendant. La différence des temps perdus, selon le sens du courant, doit correspondre au temps employé par l'influx nerveux pour parcourir le segment interpolaire, et confirme entièrement l'idée que l'excitation de fermeture a lieu à la cathode, celle d'ouverture à l'anode. D'ailleurs Pflüger lui-même avait apporté une preuve en ce qui concerne l'excitation d'ouverture. Dans certaines circonstances, l'ouverture du courant galvanique provoque une réponse tétanique et durable du muscle (tétanos de Ritter). Or il a constaté, ayant obtenu ce tétanos en courant descendant, qu'il le faisait disparaître immédiatement en sectionnant le nerf entre les électrodes. Au contraire, en courant ascendant, la section du segment interpolaire ne produisait aucun effet. C'est donc seulement quand la région anodique est physiologiquement séparée du reste de la préparation que disparaît le tétanos. A vrai dire, cette démonstration n'a pas la même précision que celle relative aux temps perdus, car elle homologue une manifestation durable, telle que le tétanos de Ritter, à la secousse normale d'ouverture. Dans tous les cas, par les résultats acquis sur la localisation polaire de l'excitation et en faisant intervenir les variations de conductibilité dans les régions anélectrotonisées, Pflüger a pu, comme on le verra dans le chapitre suivant, rendre compte des réactions de l'appareil neuro-musculaire vis-à-vis de l'excitation galvanique aux diverses intensités.

A l'inverse du dispositif qui vient d'être étudié, l'excitation peut être amenée au nerf par deux électrodes très inégales : l'une, *électrode différenciée*, en contact avec lui par une petite surface, l'autre, *électrode diffuse*, par une surface très large. Dans ce cas, à la première électrode correspond une forte densité du courant, à la seconde une densité très faible; l'efficacité de la première, au point de vue de l'excitation, sera donc considérable vis-à-vis de celle de la seconde, et on exprime généralement ce fait en disant que l'excitation est *monopolaire*, terme qui implique la supposition, qu'il faudra discuter, que

seule l'électrode à forte densité est active dans l'excitation, l'autre étant complètement indifférente et inactive.

On fait de l'excitation monopolaire sur l'homme en plaçant une large électrode dans une partie quelconque du corps, par exemple dans la région dorsale, et une électrode à petite surface sur le trajet d'un nerf ou sur le point moteur d'un muscle, c'est-à-dire à l'endroit où le tronc nerveux aborde la masse musculaire. On réalise encore des conditions classiques d'excitation monopolaire, lorsque, ayant disséqué un train postérieur de grenouille, on place une électrode différenciée sur la racine du sciatique droit et une autre sur celle du sciatique gauche (fig. 9). Dans ces conditions, en effet, chaque nerf possède deux électrodes : l'une, à forte densité, au niveau de l'électrode instrumentale; l'autre, à densité beaucoup plus faible, au contact du nerf et de la masse musculaire. Enfin, quand on place une électrode de petites dimensions sur chacun des deux nerfs faciaux de l'homme, ceux-ci sont excités de façon unipolaire, l'un par la cathode, l'autre par l'anode.

Les résultats de cette méthode, imaginée par les électrothérapeutes allemands Baierlacher (1) et Brenner (2), et indépendamment d'eux, en France, par Chauveau, ont été interprétés de deux façons différentes.

« La méthode unipolaire d'excitation du nerf employée par moi, dit Baierlacher, me permet d'observer séparément l'action de chaque pôle sur le nerf »; et plus loin : « Avec le pôle négatif sur le nerf, la contraction de fermeture était forte, celle d'ouverture absente ou très faible; inversement, avec le pôle positif, la contraction de fermeture était absente ou très faible, celle d'ouverture forte. »

D'autre part, Pflüger (3) et presque en même temps que lui Brenner (4) étaient arrivés à la conception que la contraction de fermeture dépend du pôle négatif, celle d'ouverture du pôle

(1) Baierlacher. — *Zeitschrift für ration. Medicin*, 3e série, V, 1859.

(2) Brenner. — *St-Petersburger medicinische Zeitschrift*, III, 1862; *Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiet der Elektrotherapie*, Leipzig, 1868-1869.

(3) Pflüger. — *Loc. cit.*

(4) Brenner. — *Loc. cit.*

positif; le processus d'excitation se trouvait ainsi directement lié aux modifications électrotoniques. On pouvait, par suite, envisager l'excitation monopolaire comme réalisant des modifications anélectrotoniques en l'absence de catélectrotonus ou inversement; l'anélectrotonus pur est obtenu avec un pôle positif différencié au maximum et l'on obtient l'excitation d'ouverture en l'absence de celle de fermeture; au contraire, avec un pôle négatif différencié, il doit se produire un catélectrotonus pur, c'est-à-dire excitation de fermeture sans excitation d'ouverture.

Mais beaucoup d'auteurs, se basant d'ailleurs sur les faits expérimentaux, ont soutenu que l'excitation strictement monopolaire était une conception purement théorique et que, dans la pratique, il était impossible d'éliminer complètement l'activité d'un des pôles. Telle était bien, d'ailleurs, la conception que Brenner (1) lui-même avait exprimée en faisant remarquer que « dans la région de l'électrode différenciée se manifestent également, à un degré plus faible, les actions relatives à l'autre électrode ». Hermann (2) s'était élevé également contre l'idée de l'excitation monopolaire stricte, et par suite contre celle de l'électrotonus unipolaire, c'est-à-dire de la production d'anélectrotonus sans catélectrotonus et réciproquement, qu'avaient soutenue Morat et Toussaint (3).

« C'est aussi une erreur, dit-il, de croire que l'on puisse obtenir de l'électrotonus unipolaire, en ne plaçant qu'une électrode sur le nerf et l'autre en une région quelconque du corps, loin de la première. »

C'est que l'expérience montre, en effet, qu'en prenant, par exemple, une anode différenciée, on observe toujours, à côté de la secousse d'ouverture (POS des électrothérapeutes), une excitation de fermeture (PFS); de même, une cathode différenciée donne toujours, outre la secousse de fermeture (NFS), une contraction à l'ouverture (NOS) pour des courants suffisamment intenses. De Watteville (4), en discutant les condi-

(1) Brenner. — *Loc. cit.*, p. 78.

(2) L. Hermann. — *Handbuch der Physiologie*, Leipzig, 1879, 1re partie, p. 46 et 62.

(3) Morat et Toussaint. — *Académie des Sciences*, LXXXIV, 1877, p. 503.

(4) De Watteville. — *Brain*, III, 1881, p. 40.

tions de l'excitation monopolaire, s'exprime à ce sujet de la façon suivante :

« Presque toujours, quelle que soit la position de l'électrode différenciée positive, on obtient PFS>POS : c'est une preuve que la cathode physiologique a la prépondérance sur l'anode, que le catélectrotonus prédomine sur l'anélectrotonus. »

Erb (1) développe également des considérations identiques aux précédentes, à propos de l'excitation monopolaire : « Si le courant pénètre quelque part, dit-il (si, par conséquent, l'anode se trouve sur un point du nerf), il faut qu'il ressorte à quelqu'autre place et peut-être en plusieurs points (il doit nécessairement y avoir une cathode), et ce seront uniquement les différentes densités de ces fils du courant de sortie qui détermineront l'efficacité et la forme de ce deuxième pôle virtuel...

« Nous devons donc nous attendre, dans toutes les circonstances, à trouver, dans cette méthode d'application, à côté de l'action du pôle directement appliqué, encore une autre action — il est vrai très affaiblie — du pôle opposé, et c'est là effectivement ce qui se passe, comme vous allez l'entendre. Nous obtenons toujours, à côté de l'action de fermeture de la cathode employée pour l'expérimentation, une faible action d'ouverture des anodes virtuelles, et, à côté de l'action d'ouverture de l'anode, chaque fois aussi, une action de fermeture des cathodes virtuelles. »

Cette conception, qui concorde parfaitement avec la théorie de Pflüger, semble bien être celle de la majorité des électrophysiologistes et électrothérapeutes allemands. Mais, à côté d'elle, s'en est développée une autre qui paraît avoir surtout trouvé crédit auprès des électrophysiologistes et électrothérapeutes français. Elle admet que l'électrode à forte densité, électrode nerveuse, est seule active au point de vue de l'excitation ; l'électrode diffuse est complètement inactive et indifférente. Quel que soit le signe de l'électrode nerveuse, c'est toujours elle qui est le siège de l'excitation ; quand elle est négative, on obtient une excitation de fermeture cathodique (f—, NFS) ; quand elle est positive, on obtient une excitation de fermeture anodique (f+, PFS). On voit la différence essentielle qui séparerait alors la

(1) Erb. — *Traité d'électrothérapie* (trad. française par A. Rueff, 1884, p. 73).

méthode bipolaire de la méthode unipolaire, et l'intérêt spécial qui s'attacherait à cette dernière : elle permettrait de caractériser, pour chaque tissu, une excitabilité cathodique et une excitabilité anodique, tant pour les excitations de fermeture que pour celles d'ouverture, et de décrire des différences de réaction aux deux excitations polaires, positive et négative.

C'est aux travaux fondamentaux de Chauveau (1) qu'il faut se reporter pour trouver l'origine de cette seconde conception. Cet éminent physiologiste s'exprime ainsi :

« J'appelle *excitation unipolaire* l'action locale exercée par les courants électriques sur les nerfs au point d'application d'une électrode, quand cette électrode est seule en contact, immédiat ou médiat, avec le nerf conservé en place dans ses rapports normaux, et ne peut guère agir efficacement qu'au point de contact lui-même, à cause de la grande diffusion qui, au delà, disperse immédiatement le courant dans toutes les directions. »

Et plus loin, à propos du dispositif exposé plus haut (excitation, par deux électrodes à forte densité, des nerfs faciaux), il ajoute :

« Ce mode d'excitation diffère absolument du mode usuel et produit des effets tout autres. Les conditions du premier sont beaucoup plus simples que celles du second. Dans celui-ci, le nerf forme un conducteur *isolé*, en contact à la fois avec les deux pôles du circuit. Il subit donc l'influence simultanée de ces deux pôles, aux points d'application des électrodes ; de plus, tous les points de la partie du nerf comprise entre ces électrodes, et même les deux régions juxtapolaires, éprouvent l'action d'un courant, ascendant ou descendant, dans un état de densité qui ne le cède en rien à celui que le courant présente au niveau des points d'application des pôles. Avec l'excitation unipolaire, au contraire, non seulement les deux influences polaires sont complètement séparées, mais elles ne peuvent s'exercer qu'en une région très circonscrite du nerf, dans le point même qui répond à l'électrode, et dans une zône périphérique extrêmement étroite, puisque c'est là seulement que le courant se trouve assez condensé pour agir efficacement. »

(1) Chauveau. — *Académie des sciences*, 1875, LXV, p. 779, 825, 1039.

Cette interprétation, qui aboutit en somme à nier l'activité des pôles accessoires et à admettre l'existence de deux excitations de fermeture (l'une à l'anode, l'autre à la cathode) et de deux excitations d'ouverture, semble avoir été adoptée sans difficulté en France par ceux qui se sont occupés d'excitation unipolaire : Morat et Toussaint (1), Boudet (2), Courtade (3), Charbonnel-Salle (4) et par la majorité des électrothérapeutes. Elle a été également développée dans un récent ouvrage allemand : Reiss (5) reprend en effet à son compte la conception de Chauveau ; mais, dans la bibliographie étendue qui accompagne son travail, il omet de citer, ignorance apparente ou réelle, les travaux du physiologiste français. C'est surtout dans le mémoire de Charbonnel-Salle que l'on trouve clairement expliquée la divergence qui existe entre la théorie de Pflüger et la conception de Chauveau :

« Tandis que M. Chauveau, dans le mémoire que nous avons souvent cité, déterminait le mode d'action spécifique des deux pôles des courants continus ou intantanés, Pflüger, observant de son côté les mêmes faits, établissait un rapprochement entre les phénomènes d'excitation et les manifestations électrotoniques. Il admettait que la naissance et la disparition des deux états de catélectrotonus et d'anélectrotonus, produits respectivement au pôle négatif et au pôle positif, étaient la cause essentielle de l'irritation nerveuse, et résumait sa doctrine par cet énoncé bien connu...

« Cette loi (de Pflüger), admise comme une vérité démontrée par tous les physiologistes allemands, n'est en réalité qu'une hypothèse, fort séduisante à la vérité, fondée sur la concordance remarquable qui se révèle lorsqu'on étudie parallèlement l'action excitatrice et l'action électrotonisante des deux pôles du courant. Mais, pour être légitime, cette hypothèse devrait s'appliquer également à tous les faits connus ; elle devrait em-

(1) Morat et Toussaint. — *Académie des sciences*, LXXXIV, 1877, p. 503.
(2) Boudet, de Paris. — *Électricité médicale*, Paris, Doin, 1885, p. 66.
(3) Courtade. — *Archives de physiologie*, 1890.
(4) Charbonnel-Salle. — *Biblioth. Ecole Hautes-Études, sect. des Sc. nat.*, XXIV.
(5) E. Reiss. — *Die electrische Entartungsreaktion*, Berlin, J. Springer, 1911.

brasser dans une explication commune l'ensemble des phénomènes d'excitation électrique. Or, une série de faits bien établis échappe à la loi de Pflüger : nous voulons parler des résultats de l'excitation unipolaire mis en lumière par M. Chauveau...

« Ces phénomènes se manifestent avec une telle netteté qu'il nous est impossible de les considérer avec Hermann comme le résultat d'une diffusion irrégulière et variable du courant n'affectant aucune direction déterminée. La constance et la régularité des effets observés révèle certainement une différence dans le mode d'action des deux pôles. Si donc on veut adapter aux faits d'excitation unipolaire la doctrine de l'électrotonus, il est nécessaire de faire subir à la formule classique une profonde modification : au catélectrotonus et à l'anélectrotonus, il faudrait substituer l'électrotonus convergent ou divergent, suivant que le pôle négatif ou le pôle positif est en contact avec le nerf (1). Le premier posséderait la priorité excitatrice avec les intensités faibles. »

Je n'ai pas hésité à placer ici cette citation un peu longue, parce qu'elle marque bien l'antagonisme des deux conceptions qui vont être critiquées expérimentalement et qui, il faut le reconnaître, ne reposent, l'une et l'autre, que sur des considérations assez vagues, faites *a priori* sur la densité du courant, la distribution des lignes de force du champ à l'intérieur des tissus. D'après l'exposé précédent, on voit que la seconde d'entre elles renferme les deux hypothèses suivantes :

1° Contrairement à ce que l'on observe en bipolaire, les excitations de fermeture peuvent se produire, en monopolaire, à l'anode et à la cathode, de même que celles d'ouverture.

2° La diminution de la densité du courant à l'électrode diffuse suffit à la rendre inactive dans tous les cas.

Au point de vue de l'analyse expérimentale, la justification de ces hypothèses ne serait faite que par la démonstration des deux propositions suivantes :

1° Que l'électrode nerveuse différenciée soit positive ou négative, c'est toujours elle qui est le siège de toute excitation de fermeture ou d'ouverture.

(1) Voy. à ce sujet : Morat et Toussaint. — *Loc. cit.*

2° Que l'électrode diffuse soit positive ou négative, elle n'est jamais le siège d'aucune excitation.

Pour la commodité de l'étude, nous allons examiner successivement les excitations de fermeture et les excitations d'ouverture.

RECHERCHES PERSONNELLES

A. — Localisation des excitations de fermeture (1).

Technique. — La question qui se pose est la suivante : il faut trouver un procédé qui permette de déterminer quel est, dans les conditions de l'excitation monopolaire, le point où les excitations de fermeture prennent naissance. Nous avons pensé qu'il serait possible de faire cette localisation en modifiant, d'une façon connue, l'excitabilité du tissu au niveau de l'une des électrodes. Par exemple, admettons un instant que la dernière conception exposée soit exacte et que l'électrode différenciée soit toujours, positive ou négative, le siège de l'excitation de fermeture ; si l'on détermine, uniquement à son niveau, une modification de l'excitabilité du nerf, on doit évidemment faire varier les caractéristiques de l'excitabilité, qu'elles soient déterminées avec l'électrode différenciée positive ou qu'elles le soient avec cette dernière négative. Au contraire, une modification de l'excitabilité localisée en dehors de la région de cette électrode ne devra produire aucune variation des caractéristiques de l'excitabilité, puisque l'excitation, en supposant l'hypothèse juste, se sera produite en dehors de la région modifiée.

Comme caractéristiques physiologiques de l'excitabilité, on peut utiliser la valeur de l'intensité qui donne le seuil pour des passages de courants à fermeture brusque, d'une durée pratiquement infinie. Dans de nombreux travaux, l'évolution de l'excitabilité d'un tissu a pu être suivie par la mesure de ce seuil fondamental ou *rhéobase* (L. Lapicque). Toutefois, cette

(1) H. Cardot et H. Laugier. — *Académie des sciences*, CLIV. 1912, p. 375; *Soc. de biologie*, 2 et 9 mars 1912; *Bull. officiel Soc. française d'électrothérapie et de radiologie*, février 1912; *Bull. Muséum d'histoire naturelle*, 1912; *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, mai 1912.

notion de hauteur de seuil est extrêmement contingente ; on sait, en particulier, que le seuil varie avec la densité du courant, c'est-à-dire qu'il dépend de la surface de contact du nerf et des électrodes, et ce n'est qu'en s'entourant de grandes précautions qu'on peut affirmer qu'une variation du seuil correspond à une réelle modification de l'excitabilité, et non à un simple changement du contact du nerf et des électrodes (1). Heureusement, il est un autre paramètre de l'excitabilité qui se montre, dans une très large mesure, indépendant des contingences expérimentales : c'est la *vitesse d'excitabilité*. Cette notion est une acquisition récente, rendue possible par les travaux électrophysiologiques de ces dix dernières années : pressentie par von Kries (2), Waller (3), Weiss (4), sous des formes diverses, elle a été étudiée, analysée et précisée par L. et M. Lapicque (5) et Keith Lucas (6). Elle se présente comme très largement indépendante des conditions d'application du courant et se mesure expérimentalement d'une façon simple.

En cherchant la relation qui relie la quantité d'électricité Q, nécessaire pour obtenir le seuil, à la durée du passage t, G. Weiss (4), dans le cas du courant constant, Hoorweg (7), dans le cas de décharges de condensateurs, sont arrivés à la loi approchée :

$$Q = a + bt,$$

dans laquelle a et b sont deux constantes, mais deux constantes qui varient avec les conditions expérimentales, et qui seront par suite différentes d'une expérience à l'autre. Toutefois, en déterminant cette formule pour un même tissu, dans diverses conditions expérimentales, on constate, avec L. et M. Lapicque, que, si les valeurs obtenues pour a et b varient, leur rapport, en revanche, reste constant, à condition que la préparation

(1) H. Laugier. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, janvier 1910, p. 31.
(2) Von Kries. — *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1884, p. 337.
(3) A. Waller. — *Proceedings Royal Society*, 1899, LXV, p. 207, 214.
(4) G. Weiss. — *Archives italiennes de Biologie*, 1901.
(5) M. et L. Lapicque. — *Académie des sciences*, 11 mai 1903, 20 mars 1905 ; *Soc. de biologie*, 4 avril et 25 juillet 1903, 18 mars 1905, 25 mai et 9 juin 1906, 24 juillet 1909.
L. Lapicque. — *Revue gén. des sciences*, 15 février 1910.
(6) K. Lucas. — *Journ. of Physiol.*, XXXIV, 1906, p. 372; XXXV, 1906, p. 103 et 320; 1907, p. 113 ; 1908, p. 458 ; 1910, 8 mars.
(7) Hoorweg. — *Arch. de Physiol.*, 1898.

soit placée, durant les déterminations, dans des conditions telles que son excitabilité soit stable. Ces deux auteurs sont donc arrivés à cette notion que le rapport $\frac{a}{b}$ a une valeur constante pour un tissu donné.

Dans la formule

$$Q = a + bt$$

les deux termes de la somme qui constitue le second membre doivent forcément représenter chacun une quantité : a est donc une quantité et b le quotient d'une quantité par un temps, c'est-à-dire une intensité. On voit d'ailleurs immédiatement, la formule pouvant s'écrire identiquement

$$it = a + bt$$

ou

$$i = \frac{a}{t} + b,$$

que b est l'intensité liminaire pour t infini ; c'est donc le seuil fondamental ou rhéobase dont il a été question plus haut.

Par conséquent, le rapport $\frac{a}{b}$, quotient d'une quantité par une intensité, représente un temps, désigné par Lapicque du nom de *chronaxie*. Ce temps τ, inverse de la vitesse d'excitabilité, caractérise le tissu étudié, et représente le second paramètre définissant l'excitabilité. La formule de Weiss en effet peut se tranformer de la façon suivante :

$$i = b\left(\frac{a}{bt} + 1\right)$$

ou

$$i = b\left(\frac{\tau}{t} + 1\right),$$

où ne figurent plus que les deux paramètres, rhéobase et chronaxie.

La mesure de cette dernière, qui nécessitait d'abord la détermination de la loi

$$Q = a + bt,$$

a pu être considérablement simplifiée. L. et M. Lapicque (1)

(1) M. et L. Lapicque. — *Soc. de biologie*, 7 mai 1910.

ont, en effet, montré que la décharge de condensateur qui atteint le seuil sous un voltage de charge double du voltage rhéobasique donne la chronaxie en temps absolu, si l'on multiplie sa constante de temps RC par le facteur constant 0,37. Si l'on ne recherche pas une détermination de la chronaxie en valeur absolue, mais si l'on veut seulement suivre ses variations au cours d'une expérience, on peut se contenter de déterminer la capacité C en question, à condition que la résistance reste invariable pendant la durée de l'expérience. Pratiquement, dans toutes nos déterminations, la chronaxie est ainsi exprimée en farad. 10^{-8}. Ceci implique une constance de la résistance qui peut être réalisée par le procédé indiqué par Lapicque (1), et qui consiste à shunter la préparation entre les électrodes à l'aide d'une résistance faible vis-à-vis de la résistance du tissu. Dans ces conditions une variation de cette dernière ne modifie pas, pratiquement, la résistance totale du circuit de décharge, et par suite, la constante de temps, déterminée comme il vient d'être dit, est rendue indépendante de la résistance de la préparation.

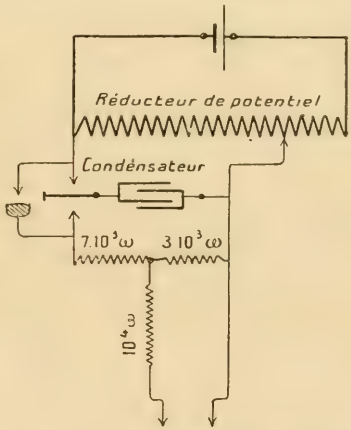


Fig. 2. — Dispositif expérimental.

Comme technique générale d'excitation, nous avons utilisé le montage habituellement employé dans le cas des décharges de condensateurs (fig. 2). Des condensateurs donnant le farad.10^{-8} peuvent être chargés à un potentiel variable, gradué par un réducteur ; ils se déchargent ensuite sur le circuit d'excitation contenant 10000 ω de résistance, dont 3000 shuntent la préparation ; une résistance de 10000 ω environ est placée en série avec le tissu. Le seuil pour les décharges de condensateurs est déterminé en prenant successivement, pour un voltage déterminé, des capacités croissant par centième de microfarad. Dans les tableaux expérimentaux, on marque que la chronaxie, exprimée en cen-

(1) L. Lapicque. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, janvier 1911.

tièmes de microfarad, est comprise entre la capacité qui a donné la première réponse et celle immédiatement précédente qui est restée inefficace. Un contact à mercure, reliant les deux pôles extrêmes de la clef à double contact qui fait la charge et la décharge, permet de déterminer la rhéobase ou, à résistance constante, le voltage rhéobasique, pour un courant à début brusque, de durée pratiquement infinie, traversant le tissu dans le sens même suivant lequel passeront les décharges de condensateurs.

Les électrodes sont des électrodes impolarisables de Lapicque (1) (Ag, AgCl, solution physiologique), vérifiées égales au galvanomètre, avant les expériences. L'une de ces électrodes, terminée par un pinceau de coton imbibé de solution physiologique, touche le nerf (sciatique disséqué de la région lombaire au muscle gastrocnémien et isolé des centres par section) par une surface de contact aussi petite que possible; cette électrode nerveuse est l'électrode différenciée; l'autre électrode instrumentale touche la masse musculaire, ou plonge dans la solution qui la baigne, de sorte que la seconde électrode physiologique du nerf est une électrode diffuse (fig. 1, B).

Pour modifier localement l'excitabilité d'une façon ménagée, connue et réversible, nous avons usé, dans une première série d'expériences, de la chaleur, et dans une seconde, de l'anhydride carbonique.

1° *Localisation par variations de température.* — On sait par les travaux de M. et L. Lapicque (2), de Keith Lucas (3) et de G. Filon (4) que, sous l'influence d'une variation limitée de température, la chronaxie varie, diminuant à mesure que la température s'élève et que, pour des variations peu amples (entre 4° et 27° sur un nerf de grenouille), ces modifications sont réversibles.

Dans les expériences qui suivent, le nerf est placé dans une petite chambre en paraffine de 2^{cm} de long sur $0^{cm},5$ de large et $0^{cm},5$ de haut, exactement fermée, à sa partie supé-

(1) L. Lapicque. — *Soc. de biologie*, 25 juillet 1908.
(2) M. et L. Lapicque. — *Soc. de biologie*, 12 janvier 1907.
(3) K. Lucas. — *Journ. of Physiology*, XXXVI, 1907, p. 324.
(4) G. Filon. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, janvier 1911.

rieure, par un petit couvercle; le nerf est ainsi isolé de l'air environnant et se conserve dans de bonnes conditions. Le fond de la chambre est percé d'un trou, par lequel pénètre le tube effilé de l'électrode nerveuse. Pour modifier, par variation de température, l'excitabilité du nerf à ce niveau, on utilise le dispositif représenté sur la figure 3. Un tube de verre fin (2 millimètres de diamètre environ) traverse horizontalement la chambre et croise le nerf à angle droit, au niveau de l'électrode nerveuse; il peut être relié alternativement à deux flacons pleins d'eau, à basse température dans l'un, à température élevée dans l'autre. Un thermomètre placé dans un tube en T, immédiatement en amont de la chambre en paraffine, indique à chaque instant la température de l'eau qui circule dans le tube fin. On constate que, dans ces conditions, le nerf s'équilibre en moins de deux minutes avec la température de cette eau. Ce dispositif de chauffage a déjà été employé par Gotch et Macdonald (1) dans un but tout différent du nôtre.

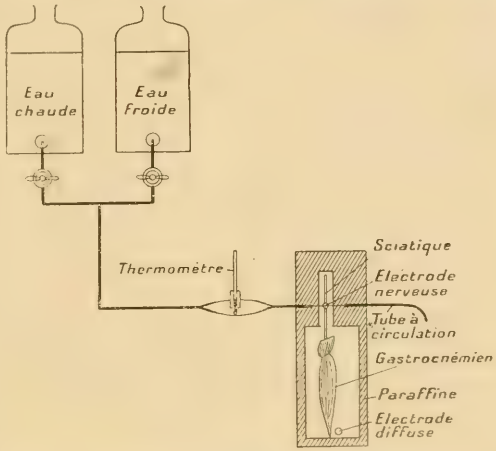


Fig. 3. — Dispositif pour faire varier la température *au contact de l'électrode nerveuse.*

Le muscle est également placé dans une chambre taillée dans la paraffine à côté de la première. La cloison mitoyenne présente une petite échancrure par laquelle passe le nerf (fig. 4). Une fois la préparation

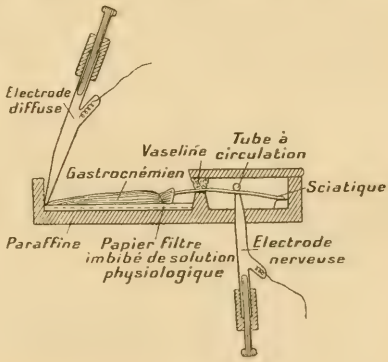


Fig. 4.

(1) Gotch et Macdonald. — *Journ. of Physiol.*, XX, 1896, p. 283.

en place, on peut séparer complètement les deux chambres en obturant l'échancrure avec de la vaseline. Les variations de température au niveau du muscle sont réalisées à l'aide d'une solution physiologique à température variable et réglable, qui circule dans la chambre correspondante, et dont la température est indiquée par un thermomètre placé immédiatement en amont.

Nous avons tenu, avant tout, à éprouver la méthode qui vient d'être décrite, dans le cas de l'excitation bipolaire, pour laquelle la localisation de l'excitation de fermeture à la cathode est déjà solidement démontrée.

Expérience du 15 novembre 1911. — Excitation du gastrocnémien de *Rana esculenta* par deux électrodes égales posées sur le nerf sciatique. Le tube à circulation croise le nerf perpendiculairement à lui,

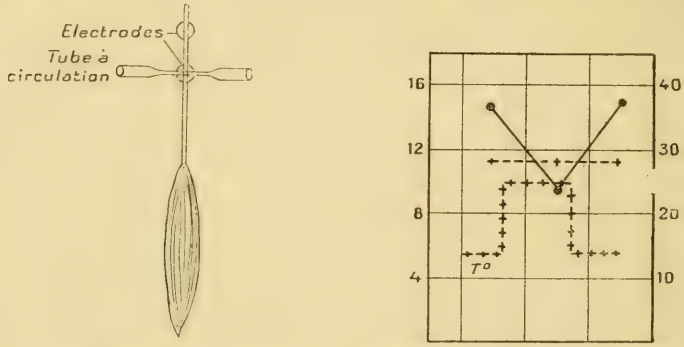


Fig. 5. — Action sur la chronaxie d'une variation de température localisée à une des électrodes (---- à l'anode; ——— à la cathode).
En ordonnées : échelle des chronaxies à gauche, des températures à droite: en abscisses, les temps.

au point où il esten contact avec l'électrode inférieure, c'est-à-dire la plus voisine du muscle (fig. 5). Les déterminations sont faites de cinq en cinq minutes. Chacune d'elles consiste à déterminer le voltage rhéobasique, avec un courant rectangulaire de durée pratiquement infinie, et la capacité qui donne le seuil pour un voltage de charge double du précédent ; cette capacité mesure, comme il a été dit, à un facteur constant près, la chronaxie.

1° Courant descendant; la variation de température va donc avoir lieu à la cathode.

TEMPÉRATURE A LA CATHODE.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads 10^{-8}).
13°	0,34	14-15
24°	**0.37**	**9-10**
13°	0,32	14-15

On voit que le chauffage de la région cathodique entraîne une modification réversible de la chronaxie. Il fallait s'y attendre, puisque l'excitation naît à la cathode. Mais que se passe-t-il si on chauffe l'anode ?

2° Courant ascendant : le tube de verre à circulation est donc cette fois au contact de l'anode.

TEMPÉRATURE A L'ANODE.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads 10^{-8}).
13°	0,45	11-12
24°	**0.44**	**11-12**
13°	0,48	11-12

On voit qu'une variation de température à l'anode ne modifie en aucune façon la chronaxie.

Cette double expérience confirme donc complètement les données qui sont classiques dans l'excitation des tissus par la méthode bipolaire : l'excitation de fermeture est cathodique.

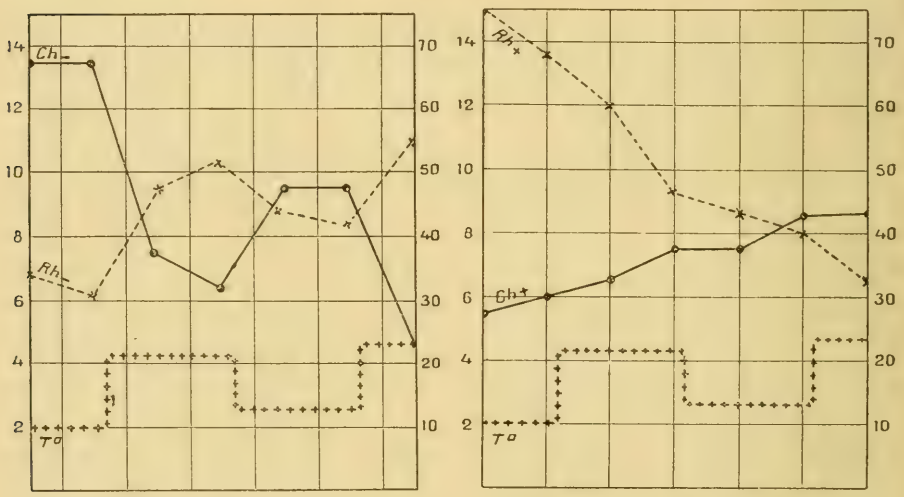
Confiants, dès lors, dans la valeur de la méthode qui vient d'être éprouvée, nous pouvons aborder l'étude encore neuve de la localisation des excitations de fermeture dans la méthode monopolaire.

I. — Dans cette première série d'expériences, la variation de température est localisée à l'électrode nerveuse, le reste de la préparation restant à température constante.

Expérience du 20 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* (fig. 6). Les déterminations sont faites de cinq en cinq minutes environ.

TEMPÉRATURE de l'électrode nerveuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	bronaxie (en farads 10^{-6}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).
10°	0,75	5-6	0,34	13-14
10°	0,68	6	0,31	13-14
21°,5	**0,60**	**6-7**	**0,48**	**7-8**
21°,5	**0.46**	**7-8**	**0,52**	**6-7**
13°	0,44	7-8	0,44	9-10
13°	0,40	8-9	0,42	9-10
23°	**0,32**	**8-9**	**0,54**	**4-5**

On voit que, seule, la chronaxie déterminée avec la cathode



(Électrode nerveuse —). (Électrode nerveuse +).

Fig. 6. — Influence des variations de température à l'électrode nerveuse sur les caractéristiques de l'excitabilité.

(Les temps sont portés en abscisses ; en ordonnées, à gauche, échelle des chronaxies ; à droite, celles des rhéobases et des températures).

sur le nerf, suit les variations de température de l'électrode nerveuse. Au contraire, les caractéristiques physiologiques mesurées avec l'anode comme électrode nerveuse ne sont nullement influencées par les modifications de température à cette électrode. Donc l'excitation dite de fermeture anodique ne naît pas à l'électrode différenciée.

Quelques remarques doivent être faites à propos de cette expérience :

1° Au début de l'expérience, les chronaxies déterminées avec le pôle

positif sur le nerf et avec le pôle négatif, sont très différentes ; c'est là un fait constant sur des préparations fraîchement préparées, dans les conditions de l'excitation monopolaire.

2° Il est facile d'apercevoir sur les chiffres de cette expérience une marche spontanée des deux chronaxies, en fonction du vieillissement de la préparation, c'est-à-dire en fonction du temps, toute cause de perturbation étant écartée. La chronaxie déterminée avec l'électrode nerveuse positive augmente graduellement (elle passe de 5-6 à 8-9 au cours de l'expérience), l'autre diminue nettement et son mouvement est visible malgré les perturbations qu'apportent les variations de température. Ainsi les deux chronaxies ont tendance à s'égaliser et, au bout d'un temps variant d'une demi-heure à deux ou trois heures, elles ont

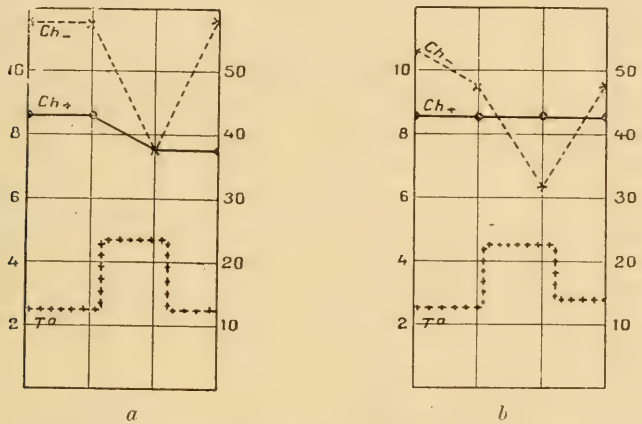


Fig. 7. — Variations de température à l'électrode nerveuse.
(*Ch* —, chronaxie déterminée avec l'électrode nerveuse — ; *Ch* +, avec l'électrode nerveuse +).

généralement la même valeur. Souvent d'ailleurs, à ce moment, les seuils sont aussi devenus très voisins.

Tous ces phénomènes seront étudiés ultérieurement.

Expérience du 28 novembre 1911. — Mêmes conditions (fig. 7, *a*).

TEMPÉRATURE de l'électrode nerveuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
12°,5	0,41	8-9	0,22	11-12
12°,5	0,44	8-9	0,24	11-12
23°,5	**0,46**	**7-8**	**0,29**	**7-8**
12°	0,55	7-8	0,28	11-12

Comme dans l'expérience précédente, seule la chronaxie déterminée avec le pôle négatif sur le nerf dessine un mouvement ample et réver-

sible sous l'influence de la température. En effet, pour un intervalle de 11°, la chronaxie varie de 11-12 à 7-8, ce qui donne un rapport d'environ 1,5, c'est-à-dire un coefficient de température de l'ordre de grandeur de celui que des mesures précises, instituées dans ce but unique, ont permis de déterminer. Remarquons que nos expériences, étant donné le procédé de chauffage utilisé, n'ont pas une rigoureuse valeur au point de vue de la détermination du coefficient de température, car, bien souvent, la variation réelle de température au niveau du fin tube de verre croisant le nerf sera un peu moins ample que celle indiquée par le thermomètre. Aussi peut-il arriver que nos chiffres donnent parfois un coefficient un peu plus faible que celui déterminé par G. Filon (1) dans des conditions techniques beaucoup plus favorables.

Il n'y a pas lieu de tenir compte, dans l'expérience ci-dessus, du léger mouvement de la chronaxie déterminée avec le pôle nerveux positif : elle a passé de 8-9 à 7-8 (coefficient 1,1) et ce mouvement n'a pas été réversible par refroidissement : il correspond, sans doute, à la marche spontanée signalée plus haut.

Expérience du 7 décembre 1911. — Mêmes conditions (fig. 7, *b*).

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
13°	0,31	8-9	0,21	10-11
13°	0,28	8-9	0,22	9-10
23°	**0,26**	**8-9**	**0,23**	**6-7**
14°	0,25	8-9	0,20	9-10

Des trois expériences qui viennent d'être relatées, se dégage nettement le fait suivant :

Dans le dispositif monopolaire, lorsque l'électrode nerveuse (électrode à forte densité, dite généralement active) est positive, l'excitation que l'on obtient ne se produit pas à cette électrode : *l'excitation dite de fermeture anodique ne se produit pas à l'anode.*

Ce fait est en contradiction avec les idées couramment acceptées en France, relativement à l'excitation monopolaire.

Pour pousser plus avant l'analyse, il fallait essayer de déterminer le siège exact de cette excitation dite de fermeture anodique. Puisqu'elle ne se produit pas à l'électrode à forte densité, à l'électrode nerveuse, on est conduit à penser qu'elle

(1) G. Filon. — *Loc. cit.*

naît au contact de l'électrode diffuse, cathodique. La même méthode de localisation doit permettre d'obtenir sur ce point une certitude.

II. — Comme il a été dit plus haut, le muscle est placé dans une chambre où il est possible d'établir une circulation liquide à température variable et réglable. A cet effet, deux tubes aboutissent à la chambre, où se trouvent le muscle et l'électrode diffuse ; l'un débouche au fond de la chambre et sert à l'arrivée du liquide, l'autre forme surverse, de sorte que, la petite enceinte restant ouverte à sa partie supérieure, on peut y effectuer une circulation qui baigne complètement le muscle. Le liquide employé à cet usage est une solution physiologique ($NaCl$: 6^{gr}, — KCl : $0^{gr}15$, — $CaCl^2$: $0^{gr}12$, — H^2O : 1000^{gr}).

La température reste constante à l'électrode nerveuse.

Voici quelques expériences faites sur ce type :

Expérience du 23 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* (fig. 8, *a*).

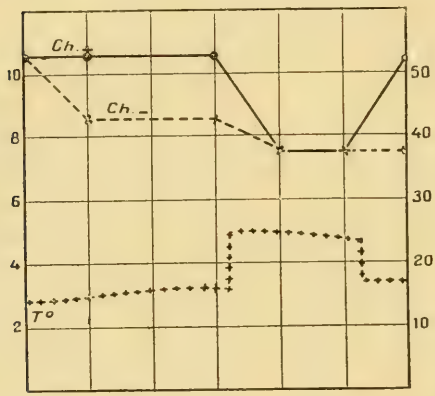
TEMPÉRATURE à l'électrode diffuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
14°,5	0,47	10-11	0,28	10-11
15°	0,44	10-11	0,31	8-9
16°	0,44	10-11	0,33	8-9
16°	0,45	10-11	0,34	8-9
25°	0,55	7-8	0,35	7-8
24°	0,54	7-8	0,40	7-8
17°	0,47	10-11	0,43	7-8

Il ressort clairement de ces chiffres et du graphique qui les résume, que la chronaxie, déterminée avec l'anode comme électrode nerveuse, suit, d'une façon exacte et réversible, les modifications de température de la cathode diffuse. Au contraire, la chronaxie, déterminée avec le pôle négatif sur le nerf, reste indépendante de ces variations et présente seulement une marche spontanée en fonction du vieillissement.

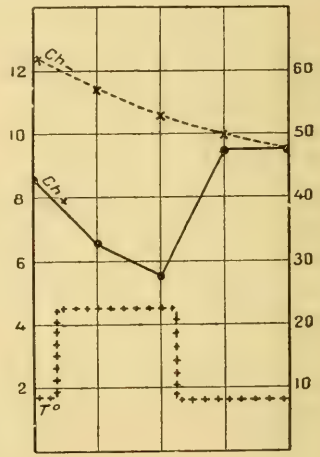
Expérience du 7 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* (fig. 8, *b*).

TEMPÉRATURE à l'électrode diffuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
8°,5	0,37	8-9	0,20	12-13
23°	**0,35**	**6-7**	**0,20**	**11-12**
23°	**0,37**	**5-6**	**0,21**	**10-11**
8°	0,36	9-10	0,28	10
8°	0,37	9-10	0,28	9-10

Comme dans l'expérience précédente, c'est la chronaxie déterminée avec le pôle positif sur le nerf qui varie d'une façon réversible, quand on chauffe le tissu



a



b

Fig. 8. — Variations de température à l'électrode diffuse.
(*Ch* —, chronaxie déterminée avec l'électrode nerveuse — ; *Ch* +, avec l'électrode nerveuse +).

au voisinage de l'électrode diffuse (cathode). *C'est donc à la cathode diffuse que se produit l'excitation dite de fermeture anodique.*

III — Il est encore possible de vérifier les faits précédents sur un dispositif différent d'excitation unipolaire, dispositif devenu classique depuis les travaux de Chauveau.

On dissèque un train postérieur de grenouille en laissant les deux pattes réunies par la symphyse pubienne. On dissèque également les nerfs lombaires et l'origine des troncs sciatiques

droit et gauche. On place sur chacun de ces derniers une électrode différenciée ; ces deux électrodes étant prises comme électrodes instrumentales, le courant se ferme par la masse des tissus. Désignons les deux sciatiques par A et par B et mettons le sciatique A au contact de l'anode et le sciatique B au contact de la cathode. Dans ces conditions, chaque nerf a deux électrodes, l'une, à forte densité, au niveau de l'électrode différenciée, l'autre, à faible densité, au contact du nerf et de la masse des tissus. En effet, en nous reportant au schéma (fig. 9, *a*), on voit que le courant traverse la prépa-

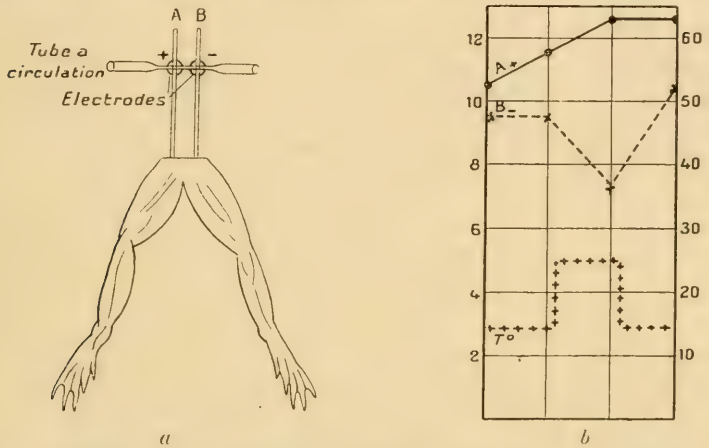


Fig. 9. — Variations de température localisées à l'électrode nerveuse dans le cas d'une préparation neuro-musculaire double (A +, chronaxie de la patte de gauche ; B —, celle de la patte de droite).

ration de la façon suivante : électrode positive → sciatique A → masse des tissus → sciatique B → électrode négative. Le sciatique B est donc placé entre une anode à large surface et une cathode différenciée ; aucune difficulté de ce côté : la cathode étant l'électrode à forte densité, rien ne permet de supposer que l'excitation de fermeture observée dans la patte correspondante se produise ailleurs qu'au niveau de cette électrode différenciée. Mais le sciatique A est, au contraire, placé entre une anode à petite surface, différenciée et une cathode large, diffuse ; si, contrairement à la notion que le pôle positif peut exciter à la fermeture, c'est l'hypothèse d'une excitation de fermeture toujours cathodique qui est juste, l'excitation ne doit pas, pour le sciatique A, prendre

naissance au niveau de l'électrode différenciée. La même méthode de localisation va nous permettre de trancher la question.

Expérience du 23 février 1912. — *Rana esculenta*. Un fin tube de verre mince croise les deux sciatiques aux points où chacun est en contact avec l'électrode différenciée (fig. 9, *a*), l'un avec l'électrode différenciée négative, l'autre avec la positive. A l'intérieur du tube circule de l'eau à température variable. Les caractéristiques de l'excitabilité en A sont déterminées en observant les contractions du gastrocnémien correspondant ; les caractéristiques en B, en observant l'autre gastrocnémien. Les déterminations sont faites de cinq en cinq minutes (fig. 9, *b*).

TEMPÉRATURE aux deux électrodes nerveuses.	CARACTÉRISTIQUES SUR SCIATIQUE A (électrode nerveuse +).		CARACTÉRISTIQUES SUR SCIATIQUE B (électrode nerveuse —).	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie. (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
14°	0,17	10-11	0,16	9-10
14°	0,17	11-12	0,17	9-10
24°	**0.19**	**12-13**	**0.21**	**7-8**
14°	0,16	12-13	0,17	10-11

Cette expérience, entièrement confirmative des précédentes, montre que, pour le sciatique B, l'excitation se produit bien à l'électrode nerveuse qui est cathodique, tandis que, pour le sciatique A, elle ne se produit nullement à l'électrode nerveuse qui est anodique.

Donc, dans ce dispositif complexe comme dans les précédents, *il n'y a pas de fermeture anodique. L'excitation de fermeture se produit toujours à la cathode.*

2° *Localisation par l'anhydride carbonique* (1). — De même qu'à l'aide de variations thermiques, il est possible d'introduire, au niveau de telle ou telle électrode, des modifications de l'excitabilité, en faisant appel à des agents chimiques convenablement choisis. C'est ainsi que l'on sait, depuis la mémorable expérience de Grünhagen (2), que l'anhydride carbonique agissant sur un segment du nerf moteur diminue rapidement

(1) H. Cardot. — *Soc. de biologie*, 23 mars 1912 ; *Journ. de physiol. et path. gén.*, juillet 1912.
(2) Grünhagen. — *Pflüger's Archiv*, VI, p. 180.

l'excitabilité, sans modifier sensiblement la conductibilité; du moins est-ce ainsi que les choses se passent pour des actions non très prolongées; dans le cas contraire, des expériences plus récentes de Weiss (1) montrent qu'il se produit aussi une diminution appréciable de la conductibilité. D'ailleurs, même dans ce dernier cas, les phénomènes se présentent comme parfaitement réversibles, un courant d'air rendant au nerf ses propriétés primitives. On trouve donc, dans l'acide carbonique, un agent susceptible de diminuer d'une façon réversible, l'excitabilité en un point déterminé du nerf; et, sous la réserve de ne pas prolonger outre mesure son action, il n'y a pas lieu de craindre des modifications perturbatrices de la conductibilité, pouvant vicier la détermination des caractéristiques de l'excitabilité au pôle où se produit le processus d'excitation. D'ailleurs, dans les recherches suivantes, pour opérer en toute sécurité et m'assurer que je restais bien dans les conditions de l'observation de Grünhagen, j'ai effectué des expériences de contrôle (séries II et III), consistant à faire agir l'acide carbonique, non pas au niveau de l'un ou l'autre des pôles, c'est-à-dire en un des points où se produit le processus d'excitation, mais bien, soit en un point du segment interpolaire, soit entre les électrodes et le muscle. Comme on peut s'en assurer, il ne se produit, dans ces conditions, aucune modification des caractéristiques de l'excitabilité.

L'anhydride carbonique, obtenu par action de l'acide chlorhydrique étendu sur du marbre concassé, traverse un flacon laveur à bicarbonate de soude et un flacon laveur à eau avant d'atteindre la petite enceinte en verre disposée pour recevoir la portion du tissu qui doit subir l'action du gaz. Cette enceinte peut, d'autre part, être mise en relation avec un aspirateur permettant de restituer au tissu les conditions primitives, en remplaçant par une circulation d'air celle d'anhydride carbonique. Quant aux dispositions particulières du nerf et du muscle (sciatique et gastrocnémien de grenouille) par rapport aux électrodes et à la chambre à gaz carbonique, elles seront indiquées à propos de chaque série d'expériences.

I. — Il faut, avant tout, voir quelles modifications subissent

(1) G. Weiss. — *Soc. de biologie*, 12 mai 1900.

les caractéristiques de l'excitabilité nerveuse, lorsque l'ensemble de la préparation est soumis à l'action du gaz carbonique. A cet effet, une préparation neuro-musculaire, excitée par la méthode dite monopolaire, avec un fil d'argent

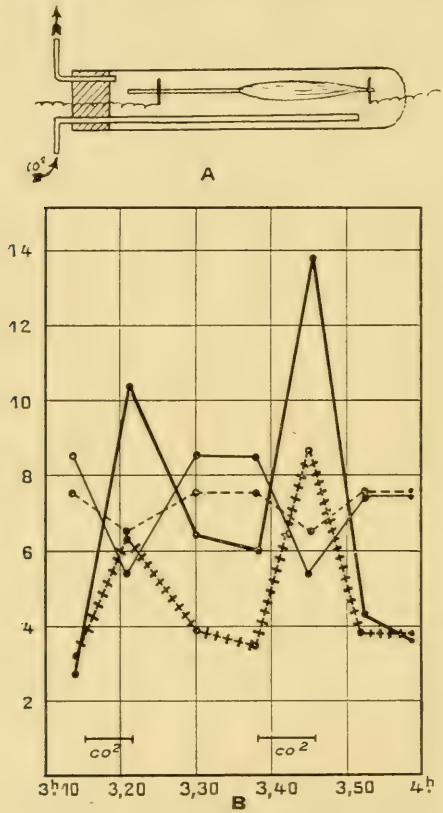


Fig. 10. — Action de CO^2 sur les caractéristiques de l'excitabilité.
A, dispositif expérimental. — B, variations des caractéristiques.
——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
——— Chronaxie }
++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
- - - - Chronaxie }

chloruré au contact du nerf et un autre sur le tendon du muscle, est placée en totalité dans la chambre à circulation gazeuse (fig. 10, A). On mesure la rhéobase et la chronaxie avant, pendant et après l'action de CO^2, en prenant successivement comme électrode nerveuse l'anode et la cathode. Dans les tableaux expérimentaux, le début de l'action du gaz carbonique est indiqué à la colonne *Heures* par le symbole *CO^2* ; le moment

où la circulation d'air remplace celle du gaz carbonique est marqué par le mot *Air*. Les déterminations faites pendant l'action de CO^2 sont indiquées en caractères gras.

Expérience du 24 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 10, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
3,14	0,31	7-8	0,28	8-9
3,15 CO^2				
3,21	**0,64**	**6-7**	**1,04**	**5-6**
3,22 Air.				
3,30	0,39	7-8	0,65	8-9
3,38	0,35	7-8	0,60	8-9
3,39 CO^2.				
3,45	**0,86**	**6-7**	**1,36**	**5-6**
3,46 Air.				
3,52	0,39	7-8	0,43	7-8
3,59	0,37	7-8	0,35	7-8

Donc, que l'électrode nerveuse soit positive ou négative, on observe une élévation de la rhéobase et une diminution de la chronaxie pendant le passage de l'anhydride carbonique ; dans le premier cas, les phénomènes sont simplement un peu moins amples que dans le second. Ces modifications sont réversibles.

II. — Excitation bipolaire par deux fils d'argent chloruré

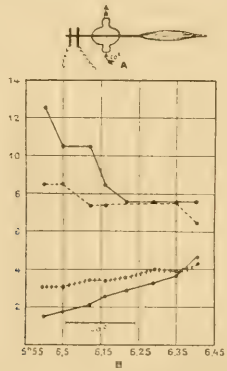


Fig. 11. — A, dispositif expérimental.

B, Valeurs des caractéristiques. ——— Rhéobase, ——— Chronaxie } courant ascendant. ++++ Rhéobase, - - - - Chronaxie } courant descendant.

touchant le nerf. Ce dernier, entre les électrodes et le muscle,

traverse la petite chambre de verre où circule, soit du gaz carbonique, soit de l'air (fig. 11, A). Les ouvertures ménagées dans la chambre pour le passage du nerf sont, de même que dans les expériences suivantes, obturées avec de la vaseline ou du kaolin imbibé de solution physiologique.

Expérience du 17 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 11, B.)

HEURES.	COURANT DESCENDANT		COURANT ASCENDANT	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
6,0	0,31	8-9	0,16	12-13
6,5	0,31	8-9	0,18	10-11
6,6 CO^2.				
6,12	**0,35**	**7-8**	**0,22**	**10-11**
6,16	**0,34**	**7-8**	**0,26**	**8-9**
6,22	**0,36**	**7-8**	**0,29**	**7-8**
6,24 Air.				
6,29	0,40	7-8	0,33	7-8
6,35	0,39	7-8	0,38	7-8
6,40	0,43	6-7	0,46	7-8

Comme on le voit par cette expérience, on observe une diminution systématique des deux chronaxies (correspondant aux courants descendant ou ascendant), sans aucune relation avec l'action du gaz carbonique ; les mouvements des rhéobases ne sont également pas influencés par l'effet de CO^2. La rapidité du mouvement des rhéobases et des chronaxies s'explique facilement par le fait que les deux électrodes sont assez voisines de l'extrémité sectionnée du sciatique ; cette influence est d'autant plus forte que l'excitation a son siège plus près de la lésion, c'est-à-dire qu'elle est plus considérable en courant ascendant qu'en descendant.

III. — Excitation monopolaire, avec une électrode différenciée (fil d'argent chloruré) sur le nerf, et une seconde, électrode impolarisable de Lapicque (argent, chlorure d'argent, solution physiologique) à la masse musculaire. Entre l'électrode différenciée et le muscle, le nerf traverse la chambre où circulent successivement du gaz carbonique et de l'air (fig. 12, A).

Expérience du 16 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 12, B) ; le nerf n'a pas été sectionné et reste adhérent à un morceau de la colonne lombaire.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10,45	0,38	15-16	0,37	18-19
10,47	0,38	15-16	0,37	18-19
10,48 CO^2.				
10,54	**0,38**	**14-15**	**0,39**	**18-19**
11,0	**0,38**	**13-14**	**0,37**	**18-19**
11,8	**0,38**	**13-14**	**0,37**	**18-19**
11,9 Air.				
11,15	0,41	12-13	0,39	17-18
11,23	0,44	11-12	0,37	17-18

Ici encore s'observe un très léger mouvement systématique

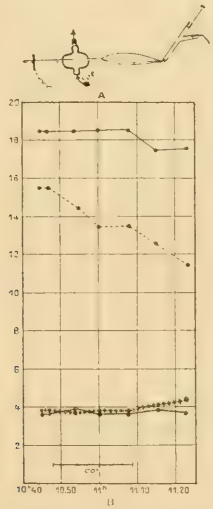


Fig. 12. — A, dispositif expérimental. — B, valeurs des caractéristiques.
——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
——— Chronaxie }
++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
····· Chronaxie }

des chronaxies, sans aucune liaison avec le passage de l'anhydride carbonique.

IV. — Excitation monopolaire. Le nerf traverse la chambre à circulation gazeuse et s'y trouve en contact avec l'électrode

nerveuse (fil d'argent chloruré). Du côté du muscle est placée, sur le tendon, une électrode (argent, chlorure d'argent, solution physiologique), ou bien tout le gastrocnémien est immergé dans la solution physiologique où aboutit un fil d'argent chlo-

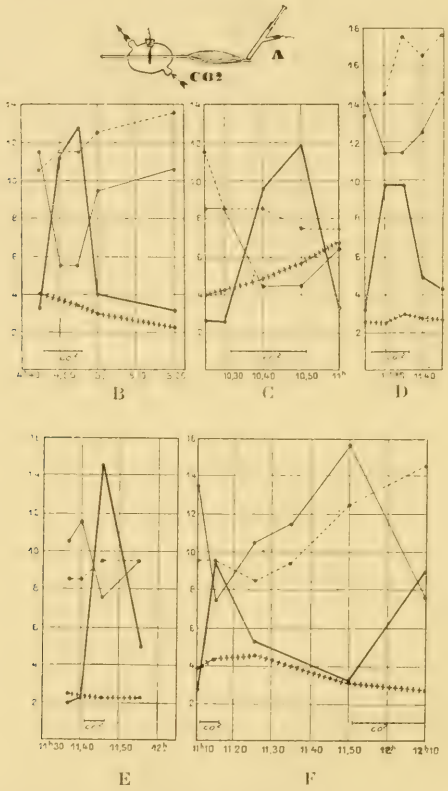


Fig. 13. — A, dispositif expérimental. — B, C, D, E, F, variations des caractéristiques de l'excitabilité.

——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
——— Chronaxie }
++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
..... Chronaxie }

ruré. Dans ce dispositif, seule la région de l'électrode différenciée est soumise à l'action envisagée (fig. 13, A). On détermine alors, comme ci-dessus, les caractéristiques de l'excitabilité avant, pendant et après le passage de CO^2, et en prenant alternativement l'anode et la cathode comme électrode nerveuse.

Expérience du 15 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts)	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
4,45	0,40	10-11	0,34	11-12
4,46 CO^2.				
4,50	**0,37**	**11-12**	**1,12**	**5-6**
4,55	**0,34**	**11-12**	**1,27**	**5-6**
4,56 Air.				
5,0	0,30	12-13	0,40	9-10
5,20	0,23	13-14	0,32	10-11

Expérience du 16 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, C).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10,25	0,40	11-12	0,26	8-9
10,30	0,43	8-9	0,26	8-9
10,31 CO^2.				
10,40	**0,48**	**8-9**	**0,96**	**4-5**
10,50	**0,56**	**7-8**	**1,18**	**4-5**
10,51 Air.				
11,0	0,67	7-8	0,32	6-7

Expérience du 22 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, D).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,25	0,26	13-14	0,32	14-15
11,26 CO^2.				
11,30	**0,26**	**14-15**	**0,98**	**11-12**
11,35	**0,30**	**17-18**	**0,98**	**11-12**
11,36 Air.				
11,40	0,28	16-17	0,50	12-13
11,45	0,27	17-18	0,44	14-15

Expérience du 24 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, E).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,37	0,25	8-9	0,21	10-11
11,40	0,24	8-9	0,23	11-12
11,41 CO^2.				
11,45	**0,23**	**9-10**	**1,44**	**7-8**
11,46 Air.				
11,55	0,23	9-10	0,51	9-10

Expérience du 1er mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta.* (fig. 13, F).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,10	0,38	9-10	0,26	13-14
11,11 CO^2.				
11-15	**0,43**	**9-10**	**0,93**	**7-8**
11,16 Air.				
11,25	0,45	8-9	0,53	10-11
11,35	0,39	9-10	0,45	11-12
11,50	0,31	12-13	0,32	15-16
11,51 CO^2.				
12,10	**0,28**	**14-15**	**0,90**	**7-8**

Dans cette série d'expériences, on note un mouvement net et réversible des caractéristiques de l'excitabilité à la fermeture, quand l'électrode différenciée est négative. Mais, quand elle est positive, il n'y a aucun mouvement de la chronaxie et de la rhéobase sous l'influence de l'anhydride carbonique. Il faut donc en conclure que, dans le premier cas, le processus d'excitation a bien lieu au niveau de l'électrode différenciée ; dans le second cas, comme l'avaient déjà montré les variations localisées de température, il doit se produire à quelque autre endroit, que les expériences suivantes vont permettre de préciser.

V. — Mêmes conditions d'excitation que ci-dessus. Le

muscle et l'électrode diffuse (fil d'argent chloruré placé au contact du tendon) sont à l'intérieur de la chambre à circulation gazeuse ; au contraire, le nerf, sortant de cette chambre

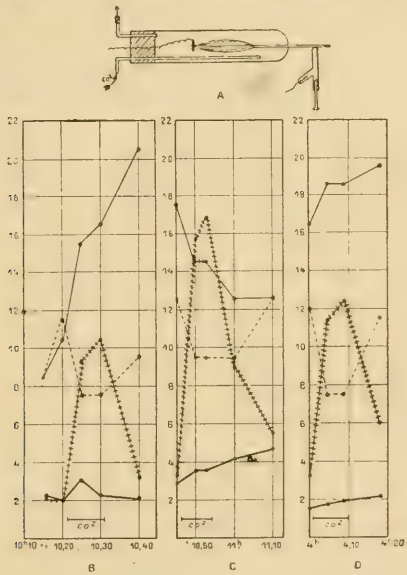


Fig. 14. — A, dispositif expérimental. — B, C, D, variations des caractéristiques de l'excitabilité.

——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
– – – Chronaxie }
++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
..... Chronaxie }

et reposant sur l'électrode différenciée (électrode impolarisable de Lapicque) ne subit pas l'action du gaz carbonique (fig. 14, A).

Expérience du 2 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 14, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,15	0,21	8-9	0,22	8-9
11,20	0,20	11-12	0,20	10-11
11,21 CO^2.				
11,25	**0,93**	**7-8**	**0,31**	**15-16**
11,30	**1,05**	**7-8**	**0,23**	**16-17**
11,31 Air.				
11,40	0,33	9-10	0,21	20-21

Expérience du 3 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 14, C).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8})
10,45	0,33	12-13	0,29	17-18
10,46 CO^2.				
10,50	**1,58**	**9-10**	**0,35**	**14-15**
10,53	**1,68**	**9-10**	**0,36**	**14-15**
10,54 Air.				
11,0	0,90	9-10	0,42	12-13
11,10	0,55	12-13	0,46	12-13

Expérience du 17 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 14, D).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
4,0	0,32	12-0	0,15	16-17
4,1 CO^2.				
4,5	**1,14**	**7-8**	**0,17**	**18-19**
4,9	**1,24**	**7-8**	**0,19**	**18-19**
4,10 Air.				
4,18	0,60	11-12	0,21	19-20

Dans ces trois expériences, s'observe nettement un mouvement ample et réversible de la chronaxie et de la rhéobase, quand l'électrode différenciée est l'anode. Au contraire, avec la cathode différenciée, on note seulement un mouvement spontané des caractéristiques de l'excitabilité, en fonction du vieillissement, mouvement qui n'est nullement influencé par l'action de l'anhydride carbonique. C'est exactement le résultat inverse de celui obtenu dans la série précédente.

En résumé : 1° *L'anhydride carbonique modifie d'une façon réversible les caractéristiques de l'excitabilité* : élévation considérable de la rhéobase, diminution de la chronaxie.

2° Pour des durées d'action ne dépassant pas une demi-heure, *ces modifications ne peuvent être attribuées à des variations de conductibilité*, car l'action de l'anhydride carbonique sur le nerf

en dehors des régions polaires est absolument sans effet vis-à-vis des caractéristiques de l'excitabilité.

3° *Si l'action porte à la fois sur les régions des deux électrodes, les caractéristiques de l'excitabilité varient, que l'électrode différenciée soit positive ou négative.*

4° *Si l'action porte exclusivement sur la région de l'électrode différenciée, les caractéristiques en question ne sont modifiées que quand cette électrode est négative. Au contraire, si l'action est localisée à l'électrode diffuse, les caractéristiques ne varient que quand l'électrode différenciée est positive. Donc, dans les deux cas, l'excitation de fermeture est cathodique.*

B. — Localisation des excitations d'ouverture (1).

Dans l'étude précédente, c'est par la mesure des deux caractéristiques, rhéobase et chronaxie, qu'il a été possible de déterminer, à l'aide de modifications locales de l'excitabilité, le siège des excitations de fermeture ; et même, dans le cas de variations thermiques, les mouvements de la rhéobase sont si peu amples et si peu nets que la considération de la chronaxie pouvait seule permettre, à vrai dire de façon très satisfaisante, des conclusions nettes. Mais cette méthode n'est plus directement utilisable quand il s'agit de l'excitation d'ouverture ; sur une préparation normale, le seuil de fermeture est, en effet, plus bas que celui d'ouverture, de sorte qu'il est impossible d'employer des courants brefs, pour lesquels les deux excitations ne se distinguent plus l'une de l'autre, et de déterminer, par conséquent, le coefficient chronologique d'ouverture. En revanche, les expériences précédentes relatives à l'action de l'anhydride carbonique montrent que l'examen d'une seule des caractéristiques de l'excitabilité, la rhéobase ou seuil fondamental, correspondant à un courant de durée très longue, peut suffire à renseigner sur les modifications de l'excitabilité dans ce cas. L'acide carbonique, élevant également, d'une façon réversible, le seuil d'ouverture, peut donc être utilisé pour déterminer le siège de l'excitation d'ouverture dans le dispositif monopolaire. A cet effet, on détermine le seuil d'ouverture sur

(1) H. Cardot et H. Laugier. — *Soc de biologie*, 30 mars 1912.

une préparation neuromusculaire (sciatique et gastrocnémien de grenouille), avant, pendant et après l'action du gaz carbonique, localisée soit à l'électrode différenciée, soit à l'électrode diffuse.

Technique. — La circulation gazeuse est effectuée exactement de la même façon que dans les expériences précédentes.

Une des électrodes, électrode différenciée, est au contact du nerf, l'autre est à la masse musculaire. Chacune d'elles est reliée à une des bornes de l'utilisation du distributeur de potentiel; un interrupteur à mercure est placé sur le trajet du conducteur reliant une des électrodes à la borne correspondante. Une résistance de 7000 ω est placée en série avec la préparation (fig. 15).

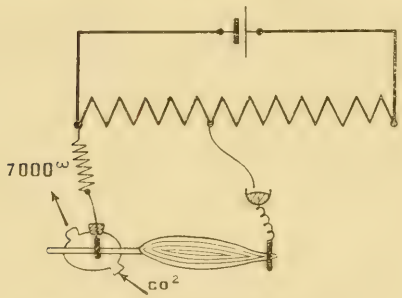


Fig. 15. — Dispositif expérimental.

Quelques précautions sont indispensables pour obtenir des seuils d'ouverture stables :

1° Faire des durées de passage assez longues (deux secondes par exemple) pour atteindre certainement le voltage liminaire minimum ;

2° Séparer les déterminations successives par des intervalles de temps suffisants (au moins une minute), pour que, après l'excitation subie, le tissu puisse être considéré comme revenu pratiquement à son excitabilité initiale;

3° Dans chaque détermination, faire toujours les recherches du seuil avec des courants d'intensités croissantes et non décroissantes; car, après une excitation supraliminaire, on constate fréquemment que, pendant un temps assez long (quelquefois plusieurs minutes), le seuil d'ouverture s'abaisse très considérablement, quelquefois à la moitié, et plus, de sa valeur normale; il s'agit là d'un phénomène de décalage sans doute en relation avec la polarisation des tissus. De plus, à chacun des essais successifs faits en vue d'atteindre le seuil, on augmentera l'intensité d'une quantité constante, en montant, par exemple, par dixièmes de volt.

Si toutes ces précautions sont observées, on obtient une stabilité très satisfaisante du seuil, tant que l'excitabilité n'est pas modifiée par une cause extérieure, en particulier par l'action du gaz carbonique.

Dans les tableaux expérimentaux, le début de l'action est marqué, dans la ligne des heures, par le symbole CO^2, et le mot *Air* indique que la circulation du gaz est remplacée par une circulation d'air

Résultats. — Expérience du 20 mars 1912. — Rana temporaria. CO^2 n'agit qu'à l'électrode nerveuse, différenciée (figs. 15 et 16).

ÉLECTRODE NERVEUSE +								
Heures	2,30	2,31 CO^2	2,35	2,40	2,45	2,46 Air.	2,55	3,0
Hauteur de seuil (en volts)	1,0	»	1,2	1,3	1,3	»	1,1	1,0
ÉLECTRODE NERVEUSE —								
Heures	3,30	3,35	3,36 CO^2	3,40	3,45	3,50	3,51 Air.	3,55
Hauteur de seuil (en volts)	1,4	1,4		1,4	1,4	1,4	»	1,4

On constate donc, quand l'électrode différenciée est seule

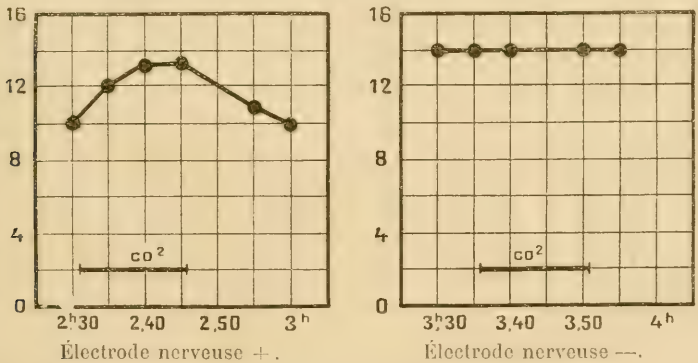


Fig. 16. — Action de CO^2 sur le seuil d'ouverture : CO^2 agit à l'électrode nerveuse. (En abscisses, les temps; en ordonnées, les voltages liminaires).

soumise à l'action de l'anhydride carbonique, que le seuil d'ouverture subit un mouvement réversible, quand cette électrode est positive ; au contraire, le seuil d'ouverture déterminé avec

l'électrode différenciée négative reste absolument invariable. C'est donc que l'excitation d'ouverture ne se produit au niveau de cette électrode différenciée, que quand elle est positive.

Les deux expériences suivantes fournissent la contre-partie de la précédente.

Expérience du 25 mars 1912. — Rana temporaria. CO^2 n'agit qu'à l'électrode diffuse (figs. 14, A et 17).

ÉLECTRODE NERVEUSE +								
Heures	5,10	5,43	5,44 CO^2	**5,50**	**6,0**	6,1 Air.	6.5	6,10
Hauteur de seuil (en volts)	2,0	2,1	»	**2,1**	**2,1**	»	2,2	2,3

Expérience du 21 mars 1912. — Rana esculenta. CO^2 n'agit qu'à l'électrode diffuse (fig. 17).

ÉLECTRODE NERVEUSE —										
Heures	4,35	4,36 CO^2	**4,40**	4,41 Air.	4,45	4,50	4,51 CO^2	**4,55**	4,56 Air.	5,0
Hauteur de seuil (en volts)	3,1	»	**3,8**	»	3,2	3,0	»	**3,8**	»	2,8

Quand l'anhydride carbonique n'agit qu'à l'électrode diffuse, le seuil d'ouverture ne subit de modifications que lorsque l'électrode différenciée est négative. Autrement dit, quand cette électrode est négative, l'excitation se produit à l'anode diffuse.

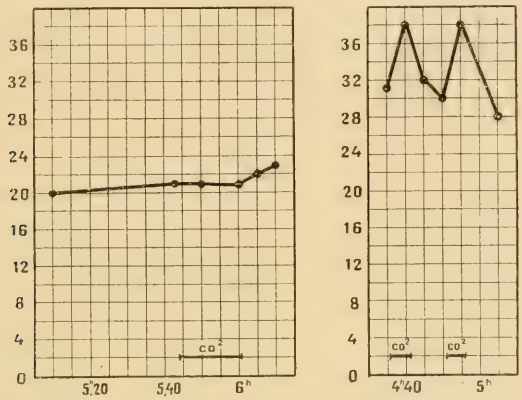
On voit donc que *l'excitation d'ouverture est toujours anodique. Quand l'électrode différenciée est négative, l'excitation d'ouverture que l'on observe (ouverture dite cathodique, NOS des électrothérapeutes) se produit à l'anode diffuse.*

Remarque. — Un autre argument peut être invoqué pour démontrer que, en toutes circonstances, l'excitation de fermeture est cathodique, et celle d'ouverture anodique. En effet, admettons pour un instant qu'il existe bien une excitation de fermeture à l'anode. Toute condition qui rend inefficace l'excitation de fermeture cathodique doit réaliser, au point de vue de la fermeture, des conditions d'excitation monopolaire ano-

dique et faire apparaître une fermeture correspondant au pôle positif. Il n'en est rien.

Si l'on fait sur un sciatique de grenouille de l'excitation bipolaire en courant ascendant avec des intensités croissantes, on observe, comme l'a vu Pflüger :

1° Rien à la fermeture des courants très faibles ;



Électrode nerveuse +. Électrode nerveuse —.

Fig. 17. — Action de CO^2 sur le seuil d'ouverture : CO^2 agit à l'électrode diffuse.

2° Un seuil de fermeture, se produisant à la cathode (courants faibles) ;

3° Une décroissance graduelle de l'excitation de fermeture cathodique, puis sa disparition (courants forts).

Il est admis que, pour ces courants forts, l'excitation naissant à la cathode ne peut franchir la région fortement anélectrotonisée qu'elle rencontre dans sa propagation vers le muscle.

S'il existait réellement une excitation de fermeture anodique, comment ne se manifesterait-elle à aucun moment ? Une fois que la secousse de fermeture cathodique a graduellement disparu, on ne trouve plus trace d'aucune excitation de fermeture (1).

De même pour l'ouverture, on constate, en opérant avec des courants descendants d'intensités croissantes, que l'excitation d'ouverture, née à l'anode pour les courants moyens, disparaît graduellement, et à aucun moment ne se manifeste une autre

(1) H. Cardot et H. Laugier. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, mai 1912.

secousse d'ouverture pouvant être rapportée à l'activité du pôle négatif.

CONCLUSIONS

Toutes les expériences que nous avons décrites convergent pour démontrer les deux propositions suivantes :

1° *En excitation monopolaire, il n'y a pas de fermeture anodique; l'excitation qu'on observe quand l'électrode différenciée est positive se produit à la cathode diffuse*;

2° *En excitation monopolaire, il n'y a pas davantage d'excitation d'ouverture cathodique; quand l'électrode différenciée est négative, l'excitation d'ouverture se produit à l'anode diffuse.*

En conséquence, il n'y a pas, à proprement parler, d'excitation monopolaire. Le tissu excitable est toujours placé entre deux électrodes qui, si différentes qu'elles soient l'une de l'autre au point de vue de la densité du courant, sont alternativement actives : à la fermeture quand elles sont négatives, à l'ouverture quand elles sont positives.

Dans ces conditions, il semble préférable d'abandonner les termes d'*électrode active*, *électrode indifférente*, dont l'emploi n'était justifié que par des considérations théoriques que la critique expérimentale ne confirme pas. On peut les remplacer par ceux d'*électrode différenciée* et d'*électrode diffuse*, qui sont purement descriptifs et n'impliquent aucune hypothèse.

Des précédentes constatations résulte la nécessité de soumettre à révision l'interprétation des faits obtenus avec la méthode unipolaire. Les conditions d'excitation sont évidemment différentes suivant que l'électrode différenciée est négative ou positive : tantôt, en effet, l'électrode physiologiquement active sera constituée par une électrode à forte densité, placée au contact du nerf ou dans son voisinage immédiat ; tantôt, au contraire, elle sera constituée par le contact du nerf, sur une large étendue, avec une masse considérable de tissus, au niveau de laquelle pourront s'effectuer des dérivations secondaires du courant et d'importants phénomènes de polarisation. Aussi n'est-il pas étonnant d'observer des différences de réaction du tissu excitable, suivant que l'électrode différenciée est

positive ou négative. Le chapitre suivant apportera, à cet égard, quelques précisions ; mais dès maintenant, il est évident, d'après ce qui précède, que les différences en question doivent être ramenées à l'un des facteurs précédents, mais ne peuvent, en aucun cas, être décrites, ainsi qu'on le fait si fréquemment, comme définissant, pour une seule et même variation du courant (fermeture ou ouverture), une excitabilité du tissu vis-à-vis de l'excitation anodique et une excitabilité vis-à-vis de l'excitation cathodique.

CHAPITRE II

COMPARAISON DES EXCITATIONS BIPOLAIRE ET MONOPOLAIRE

Ayant acquis, au cours du chapitre précédent, la certitude que la localisation des excitations est, quel que soit le dispositif expérimental utilisé, complètement conforme à la loi de Pflüger, nous poursuivrons, dans ce chapitre, la comparaison entre l'excitation bipolaire et l'excitation monopolaire, pour montrer qu'en définitive il est impossible de trouver aucun caractère permettant de différencier qualitativement ces deux procédés et que, seule, la densité variable du courant au niveau des électrodes peut rendre compte des divergences observées entre eux. Une telle étude est d'autant moins inutile que certaines constatations à priori pouvaient faire supposer, au contraire, que la présence d'une électrode diffuse entraînait l'existence de certaines conditions spéciales. Telle est, en particulier, la différence des valeurs observées, pour un même tissu, entre les chronaxies correspondant, l'une au pôle négatif différencié, l'autre au pôle positif différencié.

Dans cette étude, mon premier soin va être de localiser, de situer, d'une façon plus précise qu'il n'a été fait jusqu'ici, l'électrode physiologique diffuse dans un dispositif simple d'excitation monopolaire. Ayant acquis, de la sorte, une connaissance plus exacte et plus approfondie de la distribution du courant dans le nerf, je montrerai comment s'explique, d'une façon simple, l'ordre d'apparition des secousses en

excitation unipolaire, tant dans le cas simple envisagé que dans celui, plus complexe, où l'excitation porte sur l'appareil neuro-musculaire d'un organisme intact. Enfin, dans un dernier paragraphe, j'étudierai les causes desquelles relève la différence des chronaxies déterminées successivement avec l'anode et avec la cathode comme pôle différencié.

LOCALISATION PRÉCISE DE L'ÉLECTRODE PHYSIOLOGIQUE DIFFUSE

J'ai montré, par les nombreuses expériences qui ont été exposées plus haut, que l'anhydride carbonique était un agent des plus commodes pour localiser les excitations. Son emploi rend, en particulier, très facile la démonstration du fait que l'excitation de fermeture se produit toujours au niveau de l'électrode négative ; il permet, en outre, comme on va le le voir, de faire un pas de plus dans la localisation du processus d'excitation (1). En effet, nous en arrivons à dire que l'excitation de fermeture se produit, quand l'électrode différenciée est positive, à la cathode diffuse ; mais nous n'avons pas, jusqu'ici, précisé où se trouve réellement cette cathode diffuse. Dans le dispositif d'excitation habituellement utilisé dans ces expériences, l'une des électrodes instrumentales (électrode différenciée) est placée sur le nerf mis à nu ; l'autre est au contact de la masse musculaire, ou aboutit à la solution physiologique baignant le muscle. Dans de telles conditions, il y a lieu de se demander à quel niveau du tronc nerveux ou de ses ramifications se trouvent les électrodes physiologiques.

D'après la conception de Nernst (2), le processus d'excitation est conditionné par une variation de concentration au niveau d'une membrane hémiperméable de la fibre nerveuse ; autrement dit, il a son point de départ dans la polarisation d'une membrane placée en travers du conducteur électrolytique parcouru par le courant. Or il est clair que dans les por-

(1) H. Cardot. — *Soc. de Biologie*, 23 mars 1912 ; *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, juillet 1912.

(2) W. Nernst. — *Pflüger's Archiv*, CXXII, 1908, p. 275.

tions du nerf où le courant chemine suivant la direction des cylindraxes, il n'existe pas de membranes placées tranversalement par rapport à lui, et au niveau desquelles pourraient se produire des variations de concentration ionique ou saline. Les véritables électrodes physiologiques sont donc les lieux des points où le courant traverse, avec une densité suffisante pour être efficace, des membranes hémiperméables, c'est-à-dire, en définitive, les endroits où il pénètre dans les fibres nerveuses et ceux où il les quitte.

Au niveau de l'électrode différenciée, il y a évidemment coïncidence des électrodes instrumentale et physiologique : en douterait-on que, parmi les expériences précédentes, celles où l'action du gaz carbonique est circonscrite à la région de l'électrode différenciée le démontreraient d'une façon très nette. Affirmer ce point, revient à dire qu'au niveau de cette électrode instrumentale différenciée, chaque fibre nerveuse est abordée par le maximum possible de lignes de force, celles-ci restant ensuite parallèles à la direction des fibres dans tout le trajet du tronc nerveux mis à nu. Au contraire, dès que le nerf atteint la masse musculaire, conducteur électrolytique, il se peut que les lignes de force cessent immédiatement d'être parallèles à la direction des fibres nerveuses, les abandonnent et s'étalent dans le tissu musculaire. Mais il se peut aussi que le courant continue à suivre, en majeure partie, ces fibres à l'intérieur du muscle. Ceci pourrait être solutionné par la connaissance précise de la conductibilité des deux tissus. En l'absence de cette donnée, l'analyse expérimentale peut venir à notre aide.

Donc, de deux choses l'une : ou les lignes de force et les fibres nerveuses se séparent dès le contact du nerf et du muscle, ce dernier fonctionnant comme conducteur électrolytique ordinaire, ou, au contraire, elles continuent à coïncider, tandis que le tronc nerveux se ramifie à l'intérieur de la masse musculaire. Dans le premier cas, l'électrode physiologique diffuse, au niveau d'une surface de contact banale du tronc nerveux et d'un conducteur électrolytique (tissu musculaire), serait en tous points comparable, à la surface près, à l'électrode différenciée ; tandis que, dans le deuxième cas, l'électrode diffuse,

située au niveau de la jonction de la fibre musculaire et de la fibre nerveuse, pourrait apporter des conditions particulières, susceptibles de différencier qualitativement l'excitation monopolaire de l'excitation bipolaire. Les deux séries d'expériences qui suivent permettent de donner une réponse précise à la question qui vient d'être formulée.

Le circuit d'excitation et le dispositif général de l'expérience restent identiquement les mêmes que ceux qui ont été décrits plus haut (fig. 2). L'appareil neuro-musculaire (sciatique et gastrocnémien de grenouille) est préparé d'une façon un peu différente : le sciatique est disséqué et isolé depuis la région lombaire jusqu'au milieu de la cuisse ; on sectionne cette dernière par le milieu et on conserve, avec le nerf, la moitié inférieure de la cuisse et le muscle gastrocnémien. Le contact du nerf et de la masse musculaire est donc au point où le sciatique pénètre dans la partie inférieure de la cuisse.

I. — La préparation est disposée comme la représente la figure 18, A, en sorte que le gastrocnémien et les ramifications que lui envoie le sciatique puissent être soumis à l'action de CO^2, l'électrode instrumentale non différenciée est également à l'intérieur de l'enceinte ; au contraire, le contact du tronc nerveux et de la masse musculaire de la cuisse se trouve à l'air libre, de même que la région de l'électrode différenciée (électrode impolarisable de Lapicque).

Expérience du 5 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 18, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10,40	0,31	11	0,08	14-15
10,41 CO^2.				
10,45	**0,35**	**12-13**	**0,12**	**13-14**
10,53	**0,35**	**11-12**	**0,14**	**12-13**
10,58	**0,37**	**10-11**	**0,15**	**10-11**
11,0 Air.				
11,5	0,33	10-11	0,15	10-11
11,12	0,34	10-11	0,17	9-10

Expérience du 18 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 18, C).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,37	0,41	10-11	0,18	15-16
11,38 CO^2.				
11,41	0,41	10-11	0,18	16-17
11,47	0,38	10-11	0,18	15-16
11,52	0,36	9-10	0,20	13-14
11,57	0,37	9-10	0,21	12-13
11,58 Air.				
12,5	0,31	8-9	0,19	12-13

De ces deux expériences résulte clairement que le muscle peut être placé pendant un temps assez long, vingt minutes

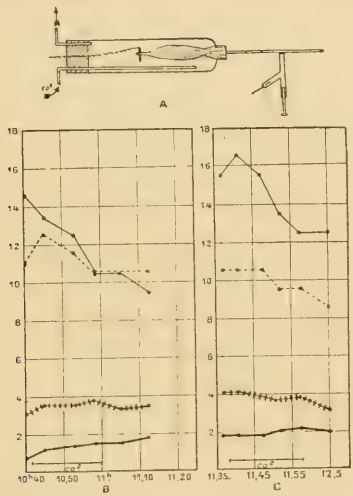


Fig. 18. — A, dispositif expérimental. — B, C, valeurs des caractéristiques de l'excitabilité (en abscisses, les temps ; en ordonnées, les valeurs des rhéobases et des chronaxies).
——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
——— Chronaxie }
-+-+-+ Rhéobase } électrode nerveuse +.
..... Chronaxie }

pour les cas envisagés, dans une atmosphère de gaz carbonique, sans que l'on observe aucune modification concomitante des caractéristiques de l'excitabilité. Il est donc légitime de conclure que les deux électrodes physiologiques sont en dehors de la région soumise à l'action envisagée.

Il est ici une remarque qui s'impose : si les caractéristiques de l'excitabilité, rhéobase et chronaxie, ne sont pas altérées, il n'en est pas de même des caractères de la contraction musculaire. Au bout de dix ou quinze minutes d'action du gaz carbonique, la contraction tend généralement à devenir localisée et partielle ; c'est dire que les voltages liminaires ne sont plus déterminés d'après un raccourcissement de l'ensemble du gastrocnémien, mais qu'ils correspondent à la première contraction partielle qui apparaît dans le muscle pour des excitations d'intensités croissantes. Le même fait se manifestait aussi parfois dans certaines expériences du chapitre I, quoique moins net, par suite d'une action moins prolongée de l'anhydride carbonique.

II. — Le nerf, avec l'électrode différenciée (fil d'argent chloruré), et la partie inférieure de la cuisse sont, cette fois, dans la chambre à circulation gazeuse. Le muscle, placé au contact d'une électrode impolarisable de Lapicque, est à l'air libre (fig. 19, A).

Expérience du 6 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 19, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,0	0,34	10-11	0,21	11-12
11,6	0,28	12-13	0,20	13-14
11,7 CO^2.				
11,13	**0,56**	**8-9**	**0,88**	**6-7**
11,20	**0,67**	**8-9**	**1.02**	**6-7**
11,21 Air.				
11,30	0,44	10-11	0,42	12-13

Expérience du 18 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 19, C).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10,55	0,37	8-9	0,11	10-11
10,56 CO^2.				
11,0	**0,68**	**6-7**	**0,78**	**5-6**
11,2	**0,66**	**6-7**	**0,92**	**5-6**
11,3 Air.				
11,8	0,37	7-8	0,28	8-9
11,14	0,49	8-9	0,17	10-11
11,19	0,46	8-9	0.17	10-11

Dans les conditions de ces deux dernières expériences, il y a, sous l'influence de l'acide carbonique, un mouvement net

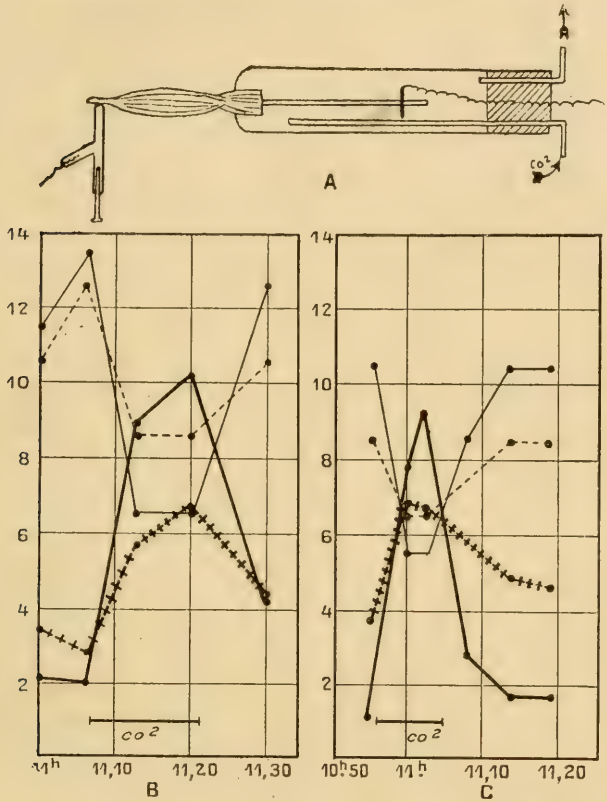


Fig. 19. — A, dispositif expérimental. — B, C, variations des caractéristiques de l'excitabilité.

—— Rhéobase } électrode nerveuse —.
—— Chronaxie }
++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
..... Chronaxie }

et réversible des caractéristiques de l'excitabilité, que l'électrode différenciée soit positive ou négative. Par conséquent, c'est que les deux électrodes physiologiques se trouvent, dans le dispositif expérimental utilisé, à l'intérieur de l'enceinte où circule l'anhydride carbonique. La comparaison des résultats obtenus dans les séries I et II montre donc, d'une façon incontestable, que *l'électrode diffuse est au contact du tronc nerveux et de la masse musculaire, et non pas dans la profondeur du muscle, à la jonction de la fibre nerveuse et de la fibre musculaire*. Pour modifier l'excitabilité à l'électrode diffuse, il suffit,

en effet, que ce contact du sciatique et de la masse musculaire soit soumis à l'action de l'agent utilisé, et il importe peu que la totalité du muscle subisse ou non cet effet.

Il faut noter, toutefois, que l'influence du gaz carbonique modifie moins l'excitabilité de l'électrode diffuse que celle de l'électrode différenciée. Ainsi, dans les deux dernières expériences, la chronaxie, sous l'action du gaz carbonique, diminue de moitié environ quand l'électrode nerveuse est négative, c'est-à-dire active ; elle diminue seulement dans le rapport de 1 à 0,7 environ, au contraire, quand c'est l'électrode diffuse qui est négative et active. De même, dans le premier cas, la rhéobase augmente dans le rapport de 1 à 4, et même de 1 à 8, et seulement dans le rapport de 1 à 2 environ dans le second. On trouve également dans le chapitre Ier, l'expérience du 24 mars, où la chronaxie varie dans le rapport de 1 à 0,64 avec la cathode comme électrode différenciée, et seulement de 1 à 0,86 avec la cathode diffuse ; parallèlement à ceci, la rhéobase devient plus de trois fois plus grande dans le premier cas, et seulement environ double dans le second. Tout ceci se conçoit aisément, si l'on considère que la région de l'électrode nerveuse est directement soumise à l'action de l'acide carbonique. Au contraire, au niveau du contact du nerf et de la masse musculaire, l'électrode physiologique est entourée de tissus qui la soustraient en partie à l'influence de l'atmosphère gazeuse. En réalité, il est bien évident que cette électrode physiologique n'est pas rigoureusement au point où le tronc nerveux entre dans la masse musculaire, mais que, à partir de ce point, et sur une certaine longueur, les lignes de force du champ abandonnent graduellement la direction des fibres nerveuses. L'électrode physiologique n'est donc pas strictement le point de contact du tronc nerveux et de la masse musculaire, mais s'étend, à partir de ce point, sur une certaine étendue du nerf, méritant ainsi parfaitement le qualificatif de *diffuse*. Du moins, les expériences de la série I, dans lesquelles une action prolongée de l'agent considéré sur le muscle, hors la région du contact du nerf et de la masse, reste sans effet, indiquent avec évidence que l'électrode diffuse ne s'étend pas profondément à l'intérieur du muscle.

LOI DES SECOUSSES EN EXCITATION MONOPOLAIRE

Par tout ce qui précède, on arrive à la notion qu'il n'y a, entre l'excitation bipolaire et l'excitation monopolaire, aucune différence fondamentale, et que, par suite, l'intérêt qui s'attache à cette dernière méthode est beaucoup moins considérable qu'on n'a tendance à le croire. En réalité, quel que soit le dispositif utilisé, l'excitation est toujours bipolaire, et tout ce qu'il est possible de réaliser en différenciant au maximum l'une des électrodes, en rendant l'autre aussi diffuse que possible, c'est de diminuer, mais non de supprimer, l'activité de celle-ci vis-à-vis de l'activité de celle-là. Les termes mêmes d'excitation monopolaire ne devraient pas, il me semble, être employés dans ces conditions, et pourraient être remplacés par ceux d'*excitation avec électrodes inégales*.

Ceci posé, si la seule différence entre les deux procédés est une diminution de densité à l'une des électrodes, il est évident que, par la seule considération de ce facteur densité, doivent pouvoir s'expliquer toutes les divergences entre les lois correspondantes d'excitation.

Par l'emploi de l'excitation bipolaire, Ritter, Nobili, Heidendain, puis Pflüger, ont montré dans quel ordre se succèdent les secousses correspondant aux deux sens du courant. Si l'on admet la formule de Pflüger, et les autres d'ailleurs en diffèrent à peine, on voit que la première excitation efficace est la fermeture du courant ascendant, ce que Pflüger a relié à la plus grande excitabilité des parties centrales. Ensuite, une secousse apparaît à la fermeture du courant descendant. Quant aux excitations d'ouverture, celle qui apparaît la première (après la fermeture du courant descendant) c'est celle du courant ascendant.

En excitation monopolaire, d'autre part, l'excitation de fermeture apparaît d'abord quand la cathode est différenciée ; au contraire, l'ouverture apparaît d'abord avec l'anode, et généralement un peu au-dessus du seuil correspondant de fermeture. Cette succession s'explique immédiatement, comme l'ont, entre

autres, remarqué de Watteville (1) et Erb (2). En particulier, supposons avec ce dernier, pour fixer les idées, que la grandeur d'excitation à la cathode, c'est-à-dire pour la fermeture du courant, soit égale à 1 pour une densité forte correspondant au pôle différencié; la grandeur de l'excitation à l'anode, c'est-à-dire pour l'ouverture, se montre toujours plus faible; c'est une constatation expérimentale générale; supposons-la égale à 0,5, pour une densité forte. D'autre part, supposons qu'au pôle physiologique diffus la densité du courant soit égale à la moitié de la densité du pôle différencié; on voit alors que les grandeurs des différentes excitations auront les valeurs suivantes :

Fermeture à la cathode différenciée : 1 ;

Fermeture à la cathode diffuse, c'est-à-dire avec l'anode différenciée : 0,5 ;

Ouverture à l'anode différenciée : 0,5 ;

Ouverture à l'anode diffuse, c'est-à-dire avec la cathode différenciée : 0,25.

C'est précisément dans cet ordre qu'apparaissent les secousses en excitation monopolaire.

Au lieu de diminuer la densité à l'une des électrodes en augmentant simplement la surface de contact avec le tissu excitable, on peut utiliser l'artifice qui a servi à Achelis (3). Cet auteur fait, sur le nerf, de l'excitation tripolaire : une électrode fixe est reliée à l'un des pôles, et, de part et d'autre, sont placées sur le nerf deux électrodes qui sont reliées à l'autre pôle. Dans ce dispositif, le courant, en arrivant au nerf, se bifurque, et de part et d'autre de l'électrode fixe se trouvent des électrodes du signe contraire, mais où la densité du courant est naturellement deux fois moindre. L'électrode fixe a ainsi une efficacité plus considérable que les pôles du signe opposé, et elle est comparable à l'électrode différenciée de l'excitation monopolaire. L'ordre d'apparition des secousses est d'ailleurs effectivement le même qu'en excitation monopolaire.

Il y a lieu ici d'adresser quelques critiques à la formule par laquelle les électrothérapeutes résument la loi d'excitation. Ils

(1) De Watteville. — *Brain*, III, 1880.
(2) Erb. — *Traité d'électrothérapie* (trad. française, A. Rueff, 1884, p. 76).
(3) W. Achelis. — *Pflüger's Archiv*, CVI, 1905, p. 329.

désignent par les abréviations NFS et PFS les secousses de fermeture qui correspondent respectivement au pôle négatif différencié et au pôle positif différencié. De même, POS et NOS représentent les secousses d'ouverture correspondant au pôle positif différencié et au pôle négatif différencié. Ce qu'indique leur formule, c'est non l'ordre d'apparition de ces excitations, mais la grandeur des secousses pour une intensité constante et suffisante pour les obtenir toutes les quatre. Avec une telle intensité, c'est NFS qui est la plus forte ; ensuite vient PFS, puis POS et NOS, et l'on écrit :

$$\text{NFS} > \text{PFS} > \text{POS} > \text{NOS}.$$

Or, de fait, ce qu'on mesure dans les opérations courantes, ce n'est jamais la grandeur des différentes secousses pour un même courant fort, c'est essentiellement la valeur des différents seuils. Or, ces hauteurs de seuils se classent, naturellement, en sens inverse des hauteurs des secousses, c'est-à-dire qu'il faudrait écrire :

$$\text{Seuil NFS} < \text{seuil PFS} < \text{seuil POS} < \text{seuil NOS}.$$

On voit immédiatement à quelle confusion on est conduit si l'on utilise de semblables formules.

Il semble qu'en réalité il faille adopter une formule qui corresponde à la manière d'opérer, c'est-à-dire qui résume l'ordre d'apparition des seuils, bien plutôt que les grandeurs relatives des secousses à intensité constante, grandeurs que, de fait, on ne détermine presque jamais.

Mais il y a plus : l'usage des termes PFS et NOS doit paraître complètement vicieux, si l'on considère qu'il n'existe ni excitation de fermeture au pôle positif, ni excitation d'ouverture au pôle négatif. Sans doute peut-on alléguer qu'il n'y a là qu'un moyen de rappeler que les excitations en question ont été obtenues avec un pôle différencié, positif pour la première, négatif pour la seconde. Malgré tout, ces termes comportent une ambiguïté fâcheuse. Je propose donc, d'accord avec H. Laugier, d'utiliser les symboles simples suivants : le seuil de la fermeture obtenu avec une cathode différenciée est désigné par la lettre F ; le seuil d'ouverture obtenu avec l'anode différenciée, par O ; le seuil de fermeture obtenu avec le pôle

différencié positif, par F', et, enfin, celui d'ouverture obtenu avec le pôle différencié négatif, par O'. De cette façon, F et O correspondent aux excitations se produisant à l'électrode différenciée, F' et O' à celles qui ont lieu à l'électrode diffuse. Et l'ordre normal d'apparition de ces quatre seuils est résumé dans la formule :

$$F < F' < O < O'.$$

C'est elle qui me servira désormais d'une façon constante au cours de cet exposé, comme étant une expression logique des faits expérimentaux.

Avant de clore ces considérations relatives à la loi normale d'excitation dans le dispositif dit unipolaire, je vais insister sur quelques particularités présentées par l'application de ce procédé à l'homme. L'excitation unipolaire de l'appareil neuro-musculaire se pratique généralement, en électrothérapie, de la façon suivante : une large électrode instrumentale, à laquelle correspond l'électrode physiologique diffuse, est placée en un point quelconque du corps, par exemple dans la région dorsale ; au contraire, une électrode à petite surface est posée, soit sur le trajet du nerf, soit en un endroit du muscle désigné sous le nom de *point moteur*. Ce point est recherché en promenant à la surface du muscle l'électrode à petite surface, prise généralement pour cette recherche comme cathode, et en faisant arriver à l'organe des excitations capables de provoquer de petites contractions. On détermine ainsi, pour le muscle donné, le point où l'excitabilité est maxima. Ce point électif coïncide avec l'entrée du tronc nerveux dans la masse musculaire. Par conséquent, l'électrode à forte densité est, dans ces conditions, au point moteur, c'est-à-dire sur le tronc nerveux à son entrée dans le muscle. C'est donc à ce niveau que se produit l'excitation de fermeture dans le cas supposé où l'électrode différenciée est négative. Quant à l'électrode diffuse, elle est en un point différent du nerf, point qu'il est impossible de deviner *a priori*, étant donnée la grande complexité des conditions de l'excitation portant sur un organisme intact. Or, si, au contraire, on prend comme électrode différenciée l'anode, c'est à l'électrode diffuse que se produira l'excitation, et celle-ci aura son

maximum d'effet quand la densité du courant à cette électrode diffuse, située dans une région inconnue du nerf, sera la moins faible possible. En déplaçant l'électrode différenciée positive à la surface du muscle, on modifie la distribution des lignes de force du champ à l'intérieur des tissus ; on peut donc faire varier la densité à l'électrode nerveuse diffuse et déterminer pour quelle position de l'anode l'excitation de fermeture a son effet maximum. A première vue, il n'y a aucune raison pour que cette position coïncide avec le point moteur déterminé avec la cathode différenciée, mais de fait, en collaboration avec Bourguignon et Laugier, j'ai constaté que le point moteur du muscle est exactement le même, qu'il soit déterminé avec l'anode ou avec la cathode comme électrode différenciée (1). La seule explication valable est, je pense, d'admettre que, quelle que soit la position de l'électrode instrumentale diffuse, lorsque l'électrode différenciée est au point moteur, l'électrode physiologique diffuse est dans son voisinage immédiat, vraisemblablement dans la région où le tronc nerveux a pénétré dans la masse musculaire; et l'on conçoit que c'est seulement quand la première est au point moteur que le maximum de densité est réalisé à cette seconde électrode nerveuse. D'ailleurs, il paraît que d'autres faits témoignent aussi que l'électrode physiologique diffuse est sur le tronc nerveux après qu'il a pénétré dans le muscle, lorsque l'électrode différenciée est au point moteur, la seconde électrode instrumentale étant en un point quelconque du corps. Ce sont des observations de Bourguignon, Huet et Laugier (2) qui montrent que, dans certains cas pathologiques, l'électrode diffuse étant par exemple dans la région dorsale, en plaçant l'électrode différenciée sur le nerf, on obtient, qu'elle soit positive ou négative, une secousse rapide du muscle; en la plaçant sur le muscle, en dehors du point moteur, il apparaît, quel que soit son signe, une secousse lente, au moins aux intensités faibles (il faut remarquer qu'il s'agit de cas pathologiques, où l'excitabilité du nerf doit être diminuée beaucoup plus que celle du muscle, de sorte que le muscle répond d'abord

(1) G. Bourguignon, H. Cardot et H. Laugier. — *Soc. de Biol.*, 13 juillet 1912.
(2) Bourguignon, Huet et Laugier. — *Congrès pour l'avancement des sciences*, Dijon, 1911.

seul quand l'excitation porte à la fois sur le nerf et sur le muscle . Enfin, en la posant au point moteur, on obtient une secousse rapide, avec l'électrode différenciée négative, et une secousse lente avec l'électrode différenciée positive. Donc, quand les deux excitations se produisent sur le nerf en dehors du muscle (premier cas), les secousses obtenues sont rapides ; quand, au contraire, il est vraisemblable que les deux électrodes physiologiques sont dans le muscle (deuxième cas), les réponses sont lentes ; dès lors, le troisième cas s'explique aisément : quand la cathode est au point moteur, l'excitation a lieu à son niveau, c'est-à-dire sur le tronc nerveux ; quand l'anode est en ce point, la cathode est à l'intérieur du muscle (c'est-à-dire que l'excitation porte à la fois sur le muscle à excitabilité peu diminuée et sur le nerf hypoexcitable), et la réponse a les mêmes caractères que dans le deuxième cas.

Il convient de signaler ici la conception de Wiener (1), appuyée d'ailleurs par d'intéressantes expériences, et selon laquelle l'électrode diffuse, dans les conditions d'excitation unipolaire de l'électrothérapie, serait située aux extrémités du muscle, constituant des lieux de convergence des lignes de force. Je pense que cette idée n'est exacte que lorsque les ramifications nerveuses deviennent très hypoexcitables et que l'excitation tend à devenir purement musculaire. Dans un tel cas, j'aurai en effet à montrer plus loin que l'excitation paraît avoir son maximum d'effet quand l'électrode différenciée est posée sur le tendon. Mais, lorsque l'excitabilité est normale, la coïncidence constatée des points moteurs déterminés avec la cathode et avec l'anode, si elle ne me paraît nullement incompatible avec la notion d'excitation de fermeture toujours cathodique, me force à admettre que l'électrode physiologique diffuse est située, non aux extrémités du muscle, mais très près de l'entrée du tronc nerveux dans ce dernier.

L'idée que l'excitation se produit toujours à la cathode, tantôt diffuse, tantôt différenciée, permet de rendre compte immédiatement du fait connu sous le nom d'*inversion artificielle* (2). Considérons, en effet, le cas où l'électrode différenciée

1) Wiener. — *Deutsch. Arch. f. Klin. Med.*, LX, p. 264.
2) Voy. en particulier E. Huet. — Application de l'électricité au diagnostic

est placée sur le muscle, en dehors du point moteur, c'est-à-dire en somme en dehors du trajet du tronc nerveux. Dès lors, le courant va aborder le nerf et ses ramifications par l'ensemble du tissu musculaire, et l'électrode physiologique correspondante pourra avoir une densité très faible. Donc l'excitation se fait par deux électrodes diffuses, et l'effet de l'une pourra l'emporter sur celui de l'autre, d'une façon absolument quelconque.

L'expérience suivante éclaire parfaitement ces conditions (1).

Expérience du 18 juin 1912. — Excitation du biceps de l'homme normal. Électrode diffuse dans le dos, électrode différenciée sur le point moteur du muscle ou en dehors. On fait les excitations par un choc d'induction correspondant à l'ouverture du circuit primaire, et on détermine les quantités d'électricité nécessaires pour obtenir le seuil (2), successivement avec la cathode et avec l'anode comme pôle différencié.

Électrode différenciée :		Négative.	Positive.
Au point moteur		4,85	6,7
En dehors du point moteur.	Face antérieure du biceps, tiers inférieur	17,4	18,7
	Face antérieure du biceps, tiers moyen	20,0	14,52

On voit qu'en écartant l'électrode différenciée du point moteur, le seuil s'élève beaucoup plus pour le pôle négatif que pour le positif. Ceci revient à dire que la densité à l'électrode physiologique diffuse varie relativement peu : au contraire, elle diminue énormément à l'autre électrode, qui devient de moins en moins différenciée et dont finalement l'efficacité peut devenir moindre que celle de l'électrode diffuse (*inversion artificielle*).

Huet, dans une note (3), a donné de ce phénomène une explication identique à peu près à la précédente, en disant qu'il était dû à l'action de pôles virtuels. Néanmoins, il n'était pas inutile de s'arrêter, dans cet exposé, sur l'inversion artificielle, pour montrer combien elle cadre avec notre conception de l'excitation polaire.

et au traitement des maladies du système nerveux (Extrait de la *Pratique neurologique*, Paris, Masson).

(1) Bourguignon, Cardot et Laugier. — *Loc. cit.*

(2) Voir Bourguignon et Laugier. — *Bull. Soc. Électrothérapie et Radiologie*, mai 1911.

(3) Debove et Achard. — Manuel de diagnostic, 1900, p. 472.

MESURE DE LA CHRONAXIE EN EXCITATION BIPOLAIRE ET EN EXCITATION MONOPOLAIRE (1)

Dans quelle mesure les caractéristiques de l'excitabilité précédemment définies sont-elles indépendantes du sens du courant, de sa densité aux électrodes ? Sur ce sujet, j'ai pu, en collaboration avec H. Laugier, apporter quelques documents expérimentaux, sans avoir d'ailleurs complètement résolu cette question, qui me paraît inséparable de certains phénomènes encore mal connus, à savoir : une relation qui paraît bien exister entre la rhéobase et la chronaxie, d'une part, et l'influence de la longueur du segment interpolaire sur les valeurs absolues de ces deux paramètres, d'autre part.

I. *Valeur de la chronaxie déterminée en excitation dite monopolaire.* — Déjà dès 1901 Weiss (2) avait signalé des différences dans les valeurs du rapport $\frac{a}{b}$, tiré de la loi $Q = a + bt$, selon que le pôle différencié est positif ou négatif. Il semblait que le rapport $\frac{a}{b}$ fût en général plus petit avec le pôle différencié positif que dans le sens inverse du courant. Lapicque, ayant recherché cette différence, ne l'a pas retrouvée et a été amené à conclure que la chronaxie était indépendante du sens du courant et de la différenciation de telle ou telle électrode. En réalité, comme la suite le montrera, cette affirmation est généralement justifiée en opérant un certain temps après que la préparation neuro-musculaire a été disséquée et placée sur les électrodes. Or, c'est précisément dans ces conditions qu'il convenait de se placer pour obtenir une excitabilité peu variable qui permît de déterminer la relation entre la durée de passage et l'intensité du courant, et d'avoir, par suite, la valeur du paramètre chronologique. A ce moment, en effet, le second des auteurs cités n'avait pas encore indiqué le procédé rapide par lequel la chronaxie peut être directement obtenue, et, par suite, déterminée même pendant un stade d'excitabilité

(1) Les recherches relatées dans ce paragraphe ont été faites en collaboration avec H. Laugier et n'ont pas, jusqu'ici, été publiées.

(2) G. Weiss. — *Soc. de Biologie*, 8 juin 1901.

variable. Donc, la différence signalée par Weiss ne pouvait pas se retrouver dans les déterminations de Lapicque qui cherchait, avant tout, à obtenir une excitabilité invariable. En outre, on le verra plus loin, la différence s'atténue beaucoup si l'excitation est faite par deux électrodes identiques, posées sur le nerf à peu de distance l'une de l'autre. Au contraire, en opérant systématiquement sur des préparations très fraîches, comme nous l'avons fait, et en faisant l'excitation à l'aide de deux électrodes aussi distantes que possible l'une de l'autre, l'une sur le nerf, l'autre sur le muscle, on constate d'importantes différences dans la valeur des deux paramètres, selon que le pôle différencié est positif ou négatif. Bien entendu, l'excitabilité est, dans ces conditions, très variable, et on ne peut que rarement déterminer une loi complète d'excitation.

Déjà dans les chiffres expérimentaux fournis au chapitre Ier, on constate, de façon évidente, que les caractéristiques de l'excitabilité, déterminées dans le dispositif dit monopolaire, sont très différentes, selon le signe du pôle différencié en contact avec le nerf, surtout dans les premiers instants qui suivent la dissection et l'isolement de la préparation. Voici d'ailleurs d'autres déterminations faites, comme les précédentes, sur des tissus très frais. Dans toutes ces expériences, le nerf est séparé des centres par section au niveau des racines lombaires et posé sur l'électrode différenciée, constituée soit par un fil d'argent chloruré, soit par une électrode impolarisable de Lapicque, obturée à son extrémité par une mèche de coton effilée en pinceau et touchant le nerf par une surface aussi petite que possible. L'électrode diffuse est réalisée en plaçant la seconde électrode instrumentale au contact du tendon ou de la masse musculaire. Quant au circuit d'excitation, il reste, sauf indications contraires, identiquement le même que celui décrit à la page 15 (fig. 2). Dans un grand nombre de cas, on a vérifié, au début et à la fin de l'expérience, l'égalité électrique des deux électrodes utilisées, pour s'assurer qu'aucune force électromotrice due à une pile de concentration n'interférait avec la force électromotrice d'excitation.

Expérience du 17 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta.* t = 15°.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
2,50	0,52	5-6	0,17	8-9
3,0	0,38	6-7	0,17	8-9
3,20	0,31	7-8	0,22	8-9
3,45	0,29	7-8	0,22	8-9

Expérience du 21 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta.* t = 13°,5.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
2,25	0,49	5-6	0,24	10-11
2,30	0,49	5-6	0,24	10-11
2,50	0,43	6-7	0,25	9-10

Expérience du 24 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta.* t = 13°,5 (fig. 20).

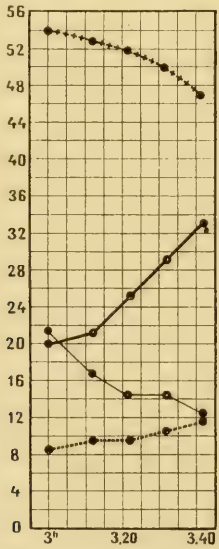


Fig. 20. — Caractéristiques de l'excitabilité.

——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
——— Chronaxie }
+ + + + Rhéobase } électrode nerveuse +.
..... Chronaxie }

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
3,0	0,54	8-9	0,20	21-22
3,12	0,53	9-10	0,21	16-17
3,22	0,52	9-10	0,25	14-15
3,32	0,50	10-11	0,29	14-15
3,41	0,47	11-12	0,33	12-13

Expérience du 27 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. t = 9°.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
9,57	0,29	14-15	0,25	20-21
10,9	0,33	12	0,25	18-19
10,21	0,36	11-12	0,27	13-14
10,32	0,37	10-11	0,28	12-13

Expérience du 14 novembre 1911. — Sciatique et tibial postérieur de *Rana esculenta*. t = 12°,5.

Dans cette recherche, le circuit d'excitation diffère de celui des autres expériences : la chronaxie est déterminée au rhéotome balistique de Weiss et le dispositif est celui décrit au chapitre V, p. 183 (fig. 43).

On trouve, dans ces conditions, les valeurs suivantes pour les paramètres de l'excitabilité :

a) Avec l'électrode nerveuse positive, la rhéobase est, en volts, $0^{v},53$; la chronaxie, en secondes, est $0^{s},00019$.

b) Avec l'électrode nerveuse négative, la rhéobase est $0^{v},14$; la chronaxie, $0^{s},00038$.

Sur quelques rares préparations, il est possible de trouver, pendant le stade où s'affirme la différence des chronaxies dans les deux sens du courant, une stabilité suffisante de l'excitabilité pour étudier d'une façon complète la relation entre l'intensité liminaire et la durée de passage du courant. On détermine, à cet effet, le seuil pour des décharges de condensateurs correspondant à différentes capacités. Dans ce cas, la durée de l'excitation est proportionnelle à la capacité uti-

lisée, en opérant à résistance constante. Voici, par exemple, quelques expériences de ce type.

Expérience du 15 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. t = 11°,5.

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages liminaires (en volts).	Quantités. (en coulombs 10^{-6})	Voltages liminaires (en volts).	Quantités. (en coulombs 10^{-6})
0,5	0,64	0,32	0,50	0,25
0,1	0,90	0,09	0,72	0,072
0,05	1,16	0,058	0,96	0,048
0,02	2,04	0,0408	1,60	0,032
0,01	3,20	0,032	2,54	0,0254

La rhéobase est restée constante pendant la durée de l'expérience : à 0^{v},48, avec l'électrode nerveuse positive; à 0^{v},38, avec l'électrode nerveuse négative.

Expérience du 20 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. t = 10°.

Au début de l'expérience, la mesure directe des paramètres de l'excitabilité donne les valeurs suivantes :

Électrode nerveuse positive : rhéobase : 0^{v},68; chronaxie : 5-6 farads. 10^{-8};

Électrode nerveuse négative : rhéobase : 0^{v},31; chronaxie : 13-14 farads. 10^{-8};

On détermine alors les voltages liminaires pour différentes capacités.

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages liminaires (en volts).	Quantités.	Voltages liminaires (en volts).	Quantités.
0,5	0,80	0,40	0,41	0,206
0,1	1,16	0,116	0,69	0,069
0,05	1,48	0,074	0,95	0,0475
0,02	2,48	0,0496	1,62	0,0324
0,01	4,48	0,0448	»	»

A la fin de la détermination, la rhéobase correspondant à l'électrode nerveuse positive est encore 0^{v},68; celle correspondant à l'électrode nerveuse négative est 0^{v},30.

Si l'on porte ces chiffres en graphique, on obtient deux tracés (fig. 21) sur lesquels on peut déterminer les chronaxies, en cherchant le temps

qui correspond au voltage double du voltage rhéobasique. On trouve 6 farads 10^{-8}, pour le premier cas, et 14 farads 10^{-8} pour le second, ce qui correspond bien aux valeurs trouvées directement.

La préparation est ensuite reprise environ une demi-heure après cette

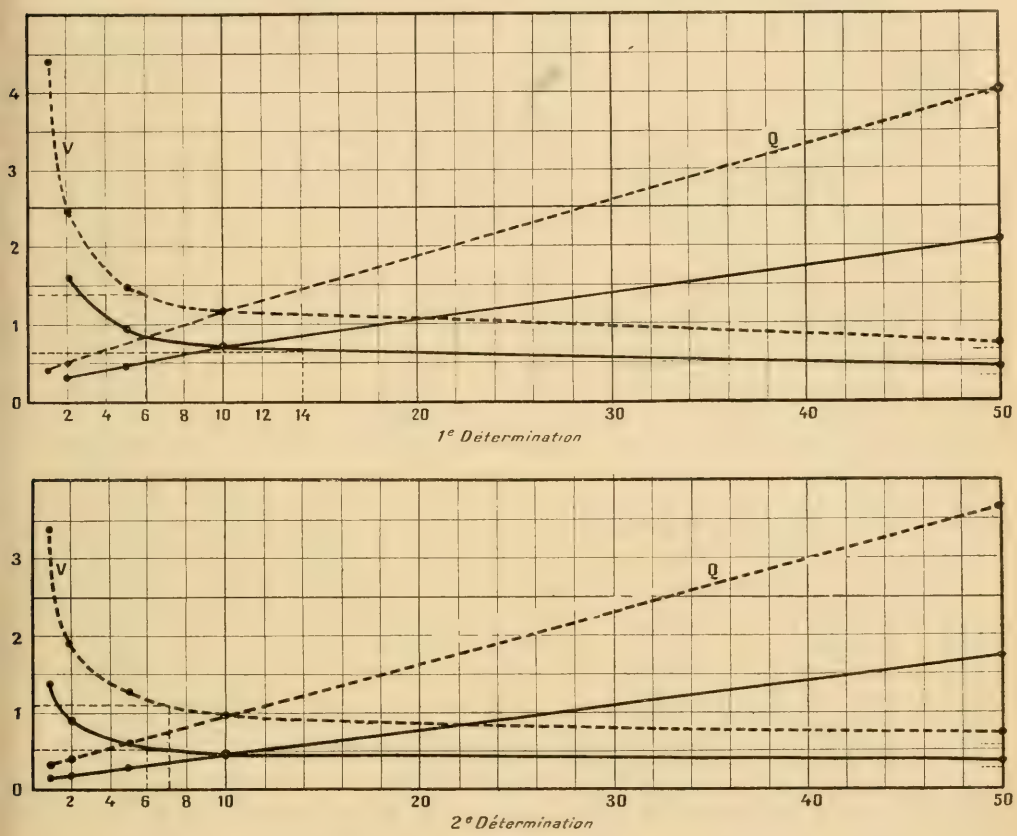


Fig. 21. — Loi des voltages et des quantités en fonction de la durée de passage.
——— Électrode nerveuse —.
..... Électrode nerveuse +.
(En abscisses, les capacités en farads. 10^{-8}; en ordonnées, les voltages en volts et les quantités).

première série de déterminations. A ce moment, la mesure directe des chronaxies donne un résultat en sens inverse du précédent :

Électrode nerveuse positive : rhéobase : $0^{v},54$; chronaxie : 7-8 farads. 10^{-8}.

Électrode nerveuse négative : rhéobase : $0^{v},27$; chronaxie : 6-7 farads. 10^{-8}.

On obtient, à ce moment, les deux lois d'excitation suivantes :

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages liminaires (en volts).	Quantités.	Voltage liminaires (en volts).	Quantités.
0,5	0,74	0,37	0,33	0,165
0,1	0,94	0,094	0,45	0,045
0,05	1,24	0,062	0,57	0,0285
0,02	1,90	0,038	0,86	0,0172
0,01	3,40	0,034	1,39	0,0139

A la fin de l'expérience, les rhéobases sont égales à $0^{v},52$ pour l'électrode nerveuse positive, à $0^{v},26$ pour l'électrode nerveuse négative.

Les chronaxies mesurées graphiquement sont égales à 7 farads. 10^{-8} dans le premier cas, à 6 farads. 10^{-8} dans le second, ce qui correspond bien aux valeurs trouvées directement au début de la deuxième série de déterminations (fig. 21).

Expérience du 21 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de

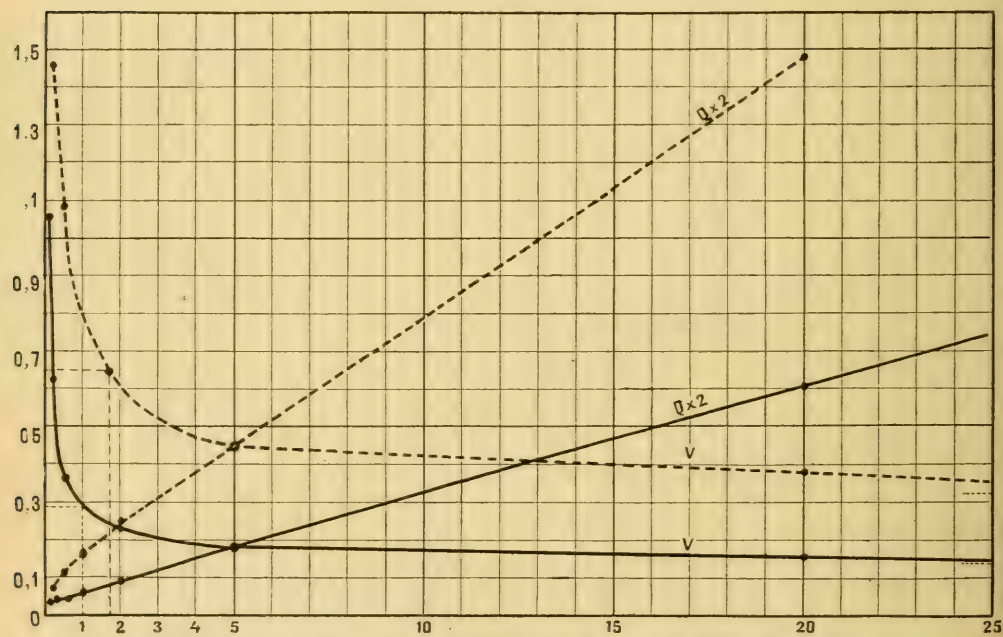


Fig. 22. — Loi des voltages et des quantités en fonction de la durée du passage.
——— Électrode nerveuse —.
····· Électrode nerveuse +.
(En abscisses, les capacités en farads. 10^{-7}; en ordonnées, les voltages en volts et les quantités).

Rana esculenta. — Au début, la mesure de la chronaxie, faite directement par la capacité donnant le seuil pour un voltage de charge double du

voltage rhéobasique, a donné 7-8 farads. 10^{-8} pour l'électrode nerveuse positive, et 10-11 farads. 10^{-8} dans le second cas. Il s'est produit ensuite une augmentation rapide de la première chronaxie, corrélative à un abaissement de la rhéobase correspondante, et c'est seulement après cette modification qu'il a été possible d'effectuer une série de déterminations avec différentes capacités.

A ce moment, les rhéobases étaient $0^{v},32$ quand l'électrode nerveuse était positive, $0^{v},14$ quand elle était négative (fig. 22).

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages liminaires (en volts).	Quantités	Voltages liminaires (en volts	Quantités.
2	0,37	0,74	0,15	0,30
0,5	0,45	0,225	0,18	0,090
0,2	0,60	0,120	0,23	0,046
0,1	0,79	0,079	0,28	0,028
0,05	1,08	0,054	0,36	0,018
0,02	1,46	0,0292	0,62	0,0124
0,01	»	»	1,06	0,0106

Expérience du 23 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. t = 20°.

Les deux chronaxies varient très rapidement; à 3 h. 40, elles sont pour l'électrode nerveuse + : 6-7 farads. 10^{-8}, et pour l'électrode nerveuse — : 7-8 farads. 10^{-8}; à 3 h. 50, la première est devenue égale à 10-11 farads. 10^{-8}, la seconde à 5-6.

On détermine à 4 heures la loi d'excitation dans les deux sens du courant. Les rhéobases sont à ce moment $0^{v},59$ pour l'électrode nerveuse positive, $0^{v},43$ pour l'électrode nerveuse négative.

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages liminaires (en volts).	Quantités.	Voltages liminaires (en volts).	Quantités.
5	0,60	3,0	0,43	2,15
3	0,64	1,82	0,44	1,32
1	0,71	0,71	0,46	0,46
0,5	0,76	0,38	0,52	0,26
0,3	0,85	0,255	0,56	0,168
0,1	1,12	0,112	0,72	0,072
0,05	1,52	0,076	»	»
0,03	1,94	0,0582	1,19	0,0357

A la fin de l'expérience, les rhéobases sont $0^{v},58$ dans le premier cas, $0^{v},45$ dans le second.

De cette première série d'expériences, on peut donc conclure que, sur une préparation à nerf séparé des centres par section, il existe des différences dans les valeurs des caractéristiques de l'excitabilité déterminées par la méthode dite unipolaire, selon que le pôle différencié, placé au contact du nerf, est positif ou négatif.

D'une façon générale, *sur la préparation très fraîche, la chronaxie déterminée avec le pôle différencié négatif est la plus grande; au contraire, la rhéobase est, dans ces conditions, la plus petite, de sorte qu'à la plus petite rhéobase correspond la plus grande chronaxie. Par vieillissement de la préparation, s'observe le plus souvent l'inversion des valeurs des deux chronaxies : celle déterminée avec le pôle nerveux positif augmente rapidement de valeur, tandis que celle déterminée avec le pôle nerveux négatif reste stable ou diminue. En même temps, il est assez fréquent d'observer un mouvement inverse des rhéobases* : celle qui correspond à la cathode nerveuse augmente, tandis que l'autre diminue. Il faut remarquer à ce propos qu'il paraît assez probable, tant d'après ces dernières expériences que d'après celles exposées au chapitre Ier sur les variations des deux caractéristiques sous l'influence de la température ou du gaz carbonique, que la rhéobase et la chronaxie d'un tissu déterminé ne varient pas en toute indépendance l'une de l'autre, mais que, au contraire, à une augmentation de la première doit correspondre une diminution de la seconde, et réciproquement. Naturellement cette liaison peut et doit être, dans une foule de cas, complètement masquée. C'est, en particulier, ce qui peut arriver si on détermine, comme il est fait dans nos expériences, non la rhéobase vraie, l'intensité, mais simplement le voltage rhéobasique; car ce dernier peut varier pour une variation légère de la résistance du circuit, sans que la rhéobase soit réellement modifiée. Cette cause d'erreur est facilement évitable, mais nos expériences n'avaient pas pour but l'étude de ce point particulier, et c'est incidemment qu'elles apportent quelques données permettant de supposer que des variations de rhéobase correspondant à des modifications de l'excitabilité du tissu sont corrélatives de variations inverses de la chronaxie. Une telle idée a déjà été exprimée par Hoor-

weg (1), qui en a trouvé confirmation dans certaines expériences de H. Laugier (2) sur les modifications de l'excitabilité sous l'influence de la concentration saline.

Revenons à la constatation qui, pour l'instant, doit être prise en considération. A quoi correspond cette différence observée dans les valeurs des paramètres de l'excitabilité, selon que l'un ou l'autre des pôles est différencié ? Comment peut-elle être expliquée ? Sans doute, une telle divergence ne serait pas pour surprendre, si l'on admettait avec certains physiologistes, et avec la majorité des électrothérapeutes français, qu'il faut, à la fermeture du courant, tenir compte de l'excitabilité du tissu vis-à-vis de chacun des deux pôles. En effet, s'il s'agissait de deux excitations de nature différente (fermeture cathodique, fermeture anodique), rien d'extraordinaire à trouver, en employant l'une ou l'autre, des paramètres différents de l'excitabilité, et on serait naturellement amené à préciser et à étudier comparativement ces deux sortes d'excitabilité (excitabilité vis-à-vis de l'anode, excitabilité vis-à-vis de la cathode). Il est inutile d'insister sur ce point de vue, bien qu'on tende à lui attribuer une très grande importance dans les recherches électrothérapiques (3), car il est surabondamment démontré dans les pages précédentes qu'une telle conception n'est pas soutenue par les faits expérimentaux, qu'il n'y a, au contraire, jamais semble-t-il, d'excitation de fermeture au pôle positif, mais que toute excitation de fermeture se produit invariablement à la cathode. Dès lors, on peut modifier l'expression des résultats précédents en disant sous une forme concise que, sur la préparation fraîche, la rhéobase est plus petite, la chronaxie plus grande, quand l'excitation se produit à une cathode à forte densité, que quand elle a lieu à une cathode diffuse, quitte à critiquer ensuite cet énoncé à la lumière de nouvelles expériences. Pour les rhéobases, il paraît très naturel que la différence soit dans le sens observé : il est évident que le seuil doit être atteint plus tôt avec une cathode à petite surface, donc à forte densité, qu'avec une

(1) Hoorweg. — *Pflüger's Archiv*, CXXXIII, 1910, p. 161.

(2) H. Laugier. — *Journ. de physiol. et de pathol. gén.*, janvier 1910.

(3) Voy. en particulier Doumer (de Lille). — *Ann. d'électrobiol. et de radiol.*, mars 1911.

cathode large, par suite à densité faible. C'est la formule normale F < F' bien connue des électrothérapeutes, comprise, non dans le sens que F et F' sont les réactions du tissu à deux excitations qualitativement différentes (fermeture cathodique et fermeture anodique), mais dans celui que ce sont les réponses à deux excitations qui ne diffèrent que quantitativement (1).

En revanche, il paraît plus difficile d'admettre que la différence constatée entre les deux chronaxies relève d'une simple question de contact entre l'électrode active et le nerf. A l'inverse de la rhéobase, le paramètre chronologique s'est montré, principalement dans les multiples recherches de L. et M. Lapicque (2), trop largement indépendant des contingences expérimentales, pour qu'on puisse supposer, sans un contrôle rigoureux, qu'il varie avec la différenciation plus ou moins grande de l'électrode négative. D'ailleurs, d'autres facteurs se laissent entrevoir qui pourraient jouer, dans les phénomènes en question, un rôle prépondérant.

II. *Influence possible du sens du courant.* — En 1909, Göthlin (3) a cru démontrer que le sens du courant excitant avait, au point de vue des seuils de l'excitation, une importance considérable. D'expériences nombreuses, il a conclu que le seuil est atteint plus tôt sur le nerf moteur pour le courant qui transporte les ions négatifs dans la direction centrifuge, c'est-à-dire du nerf vers le muscle, que pour le courant inverse. Or, dans la propagation normale de l'influx nerveux moteur, propagation se traduisant par celle d'une onde de négativité fonctionnelle, c'est également dans cette même direction centrifuge que cheminent les ions chargés négativement. Il peut donc, à priori, sembler logique que, pour exciter un nerf moteur par le courant électrique, le but soit plus facilement atteint en choisissant le courant qui fait cheminer les ions

(1) Voy. en particulier Erb. — *Traité d'électrothérapie* (Trad. française par Ad. Rueff, 1884).

(2) L. et M. Lapicque. — *Acad. des sciences*, 11 mai 1903, 20 mars 1905 ; *Soc. de biologie*, 4 avril et 25 juillet 1903, 18 mars 1905, 26 mai et 9 juin 1906, 24 juillet 1909 ; *Rev. gén. des sciences*, 15 février 1910.

(3) G. F. Göthlin. — *Skandinavisches Archiv für Physiologie*, 1909, p. 23-100.

négatifs dans le sens de leur déplacement normal. A vrai dire, il me paraît que le résultat des expériences de Göthlin peut s'interpréter simplement par la considération de la densité du courant à l'électrode négative, celle-ci étant alternativement nerveuse et musculaire, et qu'il ne fait que confirmer, une fois de plus, le fait que le seuil est plus tôt atteint en employant une cathode à petite surface qu'une cathode diffuse. Néanmoins, il était intéressant et nécessaire de rechercher si la direction du courant pouvait avoir une influence quelconque sur la chronaxie. Quelques expériences semblent résoudre la question dans un sens négatif.

Expérience du 14 décembre 1911. — Rana esculenta. t = 15°. Les centres supérieurs et la moelle ont été conservés intacts, un des sciatiques est disséqué à partir de la région lombaire jusqu'au gastrocnémien; une des électrodes repose sur lui par une petite surface; l'autre électrode instrumentale est posée sur la région cervicale.

On constate, dans ce cas, la même différence initiale des chronaxies et

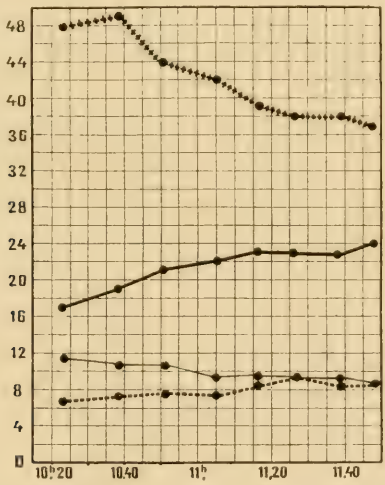


Fig. 23. — Caractéristiques de l'excitabilité.

——— Rhéobase } électrode nerveuse —.
-·-·- Chronaxie }
-+-+- Rhéobase } électrode nerveuse +.
······ Chronaxie }

la même marche systématique des paramètres en fonction du vieillissement, que dans les expériences précédentes, où l'électrode diffuse était du côté du muscle (fig. 23).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).
10,23	0,48	6-7	0,17	11-12
10,38	0,49	7-8	0,19	10-11
10,51	0,44	7-8	0,21	10-11
11,5	0,42	7-8	0,22	9-10
11,17	0,39	8-9	0,23	9-10
11,27	0,38	9-10	0,23	9-10
11,38	0,38	8-9	0,23	9-10
11,48	0,37	8-9	0,24	8-9

A la suite de cette série de déterminations, l'électrode indifférente est reportée sur le muscle. A ce moment, la mesure des caractéristiques de l'excitabilité donne les résultats suivants :

$11^h,53$ { électrode nerveuse positive : rhéobase : $0^v,11$, chronaxie : 10-11 farads. 10^{-8}.
électrode nerveuse négative : rhéobase : $0^v,12$, chronaxie : 9-10 farads. 10^{-8}.

Trois heures après cette première expérience, le second sciatique est également disséqué de la même façon que le premier, et excité à l'aide de deux électrodes, l'une en contact direct avec lui, l'autre placée dans la région cervicale.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).
3,36	0,34	8-9	0,23	9-10
3,46	0,32	8-9	0,22	9-10
4,5	0,28	9-10	0,25	8-9
4,21	0,28	9-10	0,27	7-8
4,36	0,27	8-9	0,28	6-7

A la fin de l'expérience, l'électrode diffuse est reportée à la masse musculaire; on obtient alors les valeurs suivantes pour les deux caractéristiques :

$4^h,51$ { électrode nerveuse positive : rhéobase : $0^v,19$, chronaxie : 9-10 farads. 10^{-8}.
électrode nerveuse négative : rhéobase : $0^v,28$, chronaxie : 6-7 farads. 10^{-8}.

Par conséquent, cette double expérience fournit, comme les précédentes, le résultat suivant : la chronaxie déterminée avec l'électrode différenciée positive est, ici encore, initialement plus petite qu'avec l'électrode

différenciée négative. Quand la préparation vieillit, on voit peu à peu cette différence diminuer, s'annuler et reparaître ensuite en sens inverse ; en même temps, les rhéobases dessinent un mouvement symétrique de celui des chronaxies.

Expérience du 16 décembre 1911. — Rana esculenta. Les centres supérieurs ont été détruits, mais la moelle est conservée intacte ; le sciatique est disséqué depuis la région lombaire jusqu'au gastrocnémien, solé du reste de la patte. Une des électrodes est au contact du nerf ; une seconde repose sur la région cervicale et une troisième est au contact de la masse du gastrocnémien. On fait l'excitation alternativement avec l'électrode nerveuse et l'électrode cervicale, et avec l'électrode nerveuse et l'électrode musculaire, et, dans chacun de ces deux dispositifs, on mesure la rhéobase et la chronaxie dans les deux sens du courant. Par conséquent, l'électrode différenciée restant fixe, l'électrode physiologique diffuse est alternativemant au niveau de la région lombaire et au point d'entrée du sciatique dans le muscle.

HEURES.	POSITION de l'électrode diffuse	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
		Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).
2,35	Lombaire.	1,14	5-6	0,67	7-8
2,45	Musculaire.	1,22	5-6	0,64	8-9
2,55	Lombaire.	1,12	5-6	0,56	7-8
3,0	Musculaire.	1,02	6-7	0,64	8-9
3,15	Lombaire.	0,96	6-7	0,60	8-9
3,20	Musculaire.	1,08	6-7	0,62	7-8
3,35	Lombaire.	0,82	6-7	0,62	7-8
3,40	Musculaire.	0,80	7-8	0,66	8-9
4,0	Lombaire.	0,86	5-6	0,58	7-8
4,5	Musculaire.	0,80	7-8	0,70	8-9
4,35	Lombaire.	0,82	6-7	0,58	8-9
4,42	Musculaire.	0,72	6-7	0,62	8-9

Retenons de cette expérience le seul enseignement qui s'en dégage d'une façon nette : à savoir que la *différence des chronaxies subsiste, que l'électrode diffuse soit située au muscle ou qu'elle se trouve à la racine du nerf sciatique* ; et toujours, comme dans les cas précédents, la chronaxie la plus grande est celle qui correspond à l'excitation se produisant au niveau de l'électrode différenciée. En outre, s'il n'est pas absolument démontré que le paramètre chronologique est indépendant du sens du courant, on ne voit pas non plus apparaître la notion contraire, dans l'expérience précédente. En effet, les valeurs trouvées pour la chronaxie avec l'électrode nerveuse négative

sont sensiblement les mêmes, que l'électrode diffuse soit au muscle ou dans la région lombaire.

Il convient de rappeler ici une intéressante expérience de Charbonnel-Salle (1) qui semble mettre en évidence une influence du sens du courant sur la valeur de la rhéobase. Cet auteur place sur le nerf une cathode fixe et de part et d'autre, et à égale distance d'elle, deux anodes identiques qu'il utilise alternativement. Dans ces conditions, il trouve un seuil plus bas en courant descendant qu'en ascendant. Or, dans les deux cas, l'excitation a dû se produire à la cathode, c'est-à-dire, semble-t-il, au même point du nerf. L'auteur ne pense pas, néanmoins qu'il s'agisse véritablement d'une influence directe du sens du courant. « Si nous écartons, dit-il, toute influence propre au *sens du courant*, si nous admettons d'autre part l'inactivité du pôle positif des courants instantanés très faibles, ainsi que nous l'avons rappelé ci-dessus, il nous reste, pour toute explication, l'influence propre aux différences d'excitabilité des deux régions du nerf, la région supérieure étant plus excitable que l'inférieure sur un nerf récemment sectionné. Mais pour qu'une telle influence puisse s'exercer, il faut nécessairement que l'irritation ait pour siège, non une courte portion du nerf, un point en contact avec l'électrode négative, mais bien une certaine étendue de ce nerf ; et l'écart considérable qui se révèle dans l'apparition des secousses nous indique que la région mise en activité doit avoir une assez grande longueur. »

III. *Influence de la distance des électrodes.* — S'il est impossible, pour l'instant, de trancher quelle peut-être exactement l'influence du sens du courant sur la valeur des paramètres de l'excitabilité, il est, du moins, légitime d'affirmer que la forte différence des chronaxies, manifestée dans les séries d'expériences précédentes, ne relève pas de ce facteur. D'ailleurs, en excitation bipolaire, où cette influence pourrait tout aussi bien se manifester qu'en monopolaire, il y a, le plus souvent, identité dans les valeurs des deux chronaxies en courant ascendant et descendant. Ceci est vrai si les deux électrodes sont très rap-

(1) L. Charbonnel-Salle. — *Bibliothèque École Hautes-Études, sect. des Sc. nat.*, t. XXIV.

prochées sur le nerf; au contraire, en prenant deux électrodes identiques interceptant un segment polaire assez long, la différence entre les chronaxies se retrouve généralement, bien que moins grande qu'en monopolaire; néanmoins, il paraît bien probable que, si le sens du courant était un facteur important dans le phénomène étudié, son influence se manifesterait quelle que soit la longueur du segment interpolaire.

L'expérience suivante met en évidence la différence des chronaxies, lorsque, en bipolaire, les électrodes sont suffisamment éloignées l'une de l'autre.

Expérience du 12 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. t = 17°,5. Excitation bipolaire par deux électrodes identiques, posées sur le nerf à 1 centimètre l'une de l'autre.

HEURES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10⁻⁸).
3,10	0,37	8-9	0,21	11-12
3,20	0,28	8-9	0,22	8-9
3,35	0,29	7-8	0,28	7-8
3,40	0,29	8-9	0,34	6-7
4,0	0,29	8-9	0,33	6-7

Ce sont exactement les mêmes résultats que ceux obtenus dans les expériences du paragraphe Ier, en homologuant le courant descendant au cas où, en monopolaire, l'électrode nerveuse est positive, et le courant ascendant à celui où elle est négative.

Dans les deux expériences suivantes apparaît le fait, affirmé plus haut, que *la différence des chronaxies tend généralement à s'atténuer ou à disparaître quand les électrodes sont très rapprochées.*

Expérience du 16 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*: l'excitation est faite à l'aide d'une électrode fixe en contact avec le nerf, un peu au-dessus du muscle, et d'une seconde électrode placée alternativement à 2^mm^,5 ou à 13^mm^,5 au-dessus de la première.

DISTANCE DES ÉLECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10⁻⁸).
2mm,5	0,42	6-7	0,52	5-6
13mm,5	0,28	7-8	0,24	9-10
2mm,5	0,37	7-8	0,42	6-7
13mm,5	0,28	7-8	0,20	10-11
2mm,5	0,43	6-7	0,40	6-7
13mm,5	0,32	6-7	0,31	7-8

Expérience du 17 décembre 1911. — Mêmes conditions.

DISTANCE DES ÉLECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10⁻⁸).
2mm,5	0,42	5-6	0,49	5-6
13mm,5	0,26	7-8	0,30	8-9
2mm,5	0,36	4-5	0,41	4-5
13mm,5	0,34	5-6	0,29	7-8

En résumé, il n'y a plus lieu de distinguer, pour la discussion, le courant bipolaire du monopolaire ; *ce qui semble bien importer, en réalité, c'est l'écartement des électrodes sur le nerf.*

Insistons, en outre, pour poursuivre la discussion de cette question compliquée, sur un point qui s'indique très nettement dans toutes les expériences exposées jusqu'ici : *la chronaxie la plus petite est celle qui correspond à la rhéobase la plus élevée et ces deux paramètres semblent varier en sens inverse.*

De quelle façon peut intervenir la longueur du segment interpolaire dans l'excitation galvanique? Il y a là trois points de vue différents à envisager :

1° L'augmentation de la longueur du segment interpolaire produit une augmentation de résistance, c'est-à-dire, à voltage constant, une diminution de l'intensité de l'excitation.

2° La longueur de ce segment peut influer sur le développement de l'électrotonus le long du nerf. En particulier, il est classique d'admettre que, jusqu'à une certaine limite, les modifications électrotoniques sont d'autant plus fortes que le segment interpolaire est plus long, à condition de compenser

l'augmentation de résistance par une augmentation de voltage, en sorte que l'intensité du courant traversant le nerf reste constante.

3° L'écartement des électrodes peut avoir pour résultat de faire porter, selon le sens du courant, l'excitation en des points du nerf assez éloignés l'un de l'autre pour présenter d'appréciables différences d'excitabilité.

Dans ce dernier cas, la longueur du segment interpolaire n'interviendrait que d'une façon tout à fait indirecte. J'examinerai, dans le paragraphe suivant, ce point de vue particulier. Des deux autres suppositions, la seconde seule mérite d'être prise en considération car L. et M. Lapicque (1) ont montré que le paramètre chronologique est indépendant de contingences expérimentales, telles que la résistance du circuit. Il reste donc, pour l'instant, uniquement à examiner comment la longueur du segment nerveux excité peut, d'une façon directe, exercer une influence sur la valeur des caractéristiques de l'excitabilité.

On trouve déjà, à cet égard, quelques renseignements dans des travaux anciens (2) et particulièrement dans ceux de Villy (3), de Marcuse (4) et de Tschirjew (5) qui concluent que l'allongement du segment interpolaire favorise l'excitation. Plus récemment, une nouvelle confirmation de ce fait à été apportée par Charbonnel-Salle (6). On savait d'ailleurs, depuis Pflüger (7), que les modifications électrotoniques étaient également favorisées par l'allongement du segment interpolaire. J'ai retrouvé d'une façon très nette cette même influence en passant de l'excitation bipolaire, faite par deux électrodes assez rapprochées, à l'excitation monopolaire, c'est-à-dire à un cas où la longueur du segment interpolaire est beaucoup plus

(1) L. et M. Lapicque. — *Loc. cit.*

(2) Voy. Du Bois-Reymond. — *Untersuchungen über thierische Electricität*, 1849, I, p. 295.

(3) Villy. — *Pflüger's Archiv*, V, 1871, p. 275.

(4) Marcuse. — *Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg*, 1877, p. 158.

(5) Tschirjew. — *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1877, p. 369.

(6) L. Charbonnel-Salle. — *Bibliothèque École Hautes-Études; sect. des sc. nat.*, XXIV.

(7) Pflüger. — *Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus*, Berlin, 1859.

considérable. Il arrive, en effet, très fréquemment que les seuils de fermeture en bipolaire soient très notablement plus élevés qu'en monopolaire, où l'un des seuils correspond pourtant, comme on l'a vu, à une électrode diffuse. Cette influence est si grande que, généralement, bien qu'en passant du premier au second cas la résistance augmente du fait de l'allongement du segment interpolaire, la mesure des seuils faite non plus en intensités, mais simplement en lisant les voltages correspondants, donne des valeurs beaucoup plus fortes en bipolaire qu'en monopolaire.

Étant donnée la symétrie maintes fois observée dans les variations de la rhéobase et de la chronaxie, on peut se demander si l'éloignement des deux électrodes, qui tend à abaisser les seuils de fermeture, ne produit pas corrélativement une augmentation de la chronaxie.

Expérience du 26 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. Dans cette expérience et les suivantes, il est fait usage

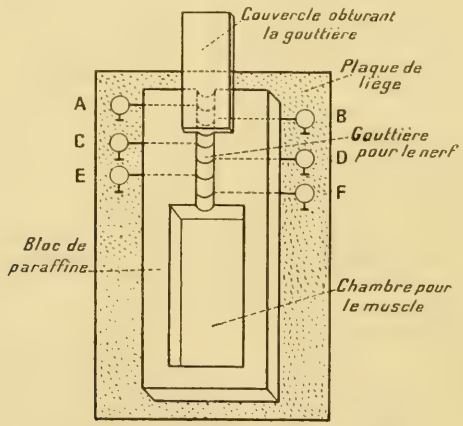


Fig. 24. — Excitateur à 6 électrodes.

d'un excitateur à six électrodes constitué de la façon suivante (fig. 24). Dans un bloc de paraffine, on a creusé une petite gouttière dans laquelle aboutissent six fils parallèles d'argent chloruré, séparés les uns des autres par un espace de 2 millimètres environ ; ces fils, A, B, C, D, E, F, sont réunis à six bornes placées sur les côtés de l'excitateur. A la suite de la gouttière est creusée une chambre de 2 centimètres de large sur 6 environ de long ; on y place le muscle, baigné de solution physio-

logique ; quant au nerf, il repose dans la gouttière sur les fils d'argent, et est protégé de la dessiccation par un couvercle en paraffine qui s'adapte exactement au-dessus de la gouttière. On dispose ainsi de six conducteurs métalliques étagés à différents niveaux du nerf et qui permettent de faire porter l'excitation sur un segment interpolaire de longueur variable.

Dans l'expérience, on prend pour électrode fixe le fil d'argent F, situé le plus près du muscle ; comme seconde électrode, on prend alternativement le fil E, le plus rapproché de F, et le fil A, le plus éloigné. La longueur du segment interpolaire varie donc de 2 millimètres à 10 millimètres environ. On mesure, dans chacun des cas, les deux caractéristiques de l'excitabilité en courant ascendant et en courant descendant.

Le circuit d'excitation reste le même que plus haut (p. 15), ainsi que dans les expériences suivantes.

ÉLECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).
AF (10^{mm})	0,32	8-9	0,26	11-12
EF (2^{mm})	0,80	5-6	0,47	8-9
AF (10^{mm})	0,39	8-9	0,20	10-11
EF (2^{mm})	0,90	4-5	0,63	6-7

Considérons le cas du courant descendant : quelle que soit la combinaison d'électrodes, AF ou EF, c'est toujours à la cathode F, c'est-à-dire toujours au même point du nerf, que se produit l'excitation. Or, quand les électrodes se rapprochent, il est hors de doute, d'après les chiffres, que la chronaxie devient plus petite, en même temps que la rhéobase s'élève.

Le même fait apparaît en courant ascendant, mais il n'est pas démonstratif, car, dans ce cas, la cathode est alternativement en A et en E, de sorte que les différences observées pourraient se rapporter simplement à une différence d'excitabilité entre ces deux point. L'expérience suivante va compléter la démonstration.

Expérience du 28 mars 1912. — Mêmes conditions, sauf qu'ici c'est l'électrode A, la plus distante du muscle, qui fonctionne constamment ; la seconde électrode est alternativement B, à 2 millimètres au-dessous de la première, et F, à 10 millimètres de A (fig. 24).

ÉLECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10^{-8}).
AF (10^{mm}).....	0,25	10-11	1,04	6-7
AB (2^{mm}).....	0,38	7-8	1,12	4-5
AF (10^{mm}).....	0,25	10-11	1,38	5-6
AB (2^{mm}).....	»	»	1,36	4
AF (10^{mm}).....	»	»	1,62	5-6
AB (2^{mm}).....	»	»	1,58	3-4

Ici, c'est en courant ascendant que la cathode reste fixe, en A, et il y a, d'une façon indéniable, une diminution de la chronaxie quand la longueur du segment interpolaire diminue.

La même influence s'exerce donc, dans les deux sens du courant, sensiblement de la même façon. Toutefois, pour expliquer la différence initiale des chronaxies constamment observée, quand on fait la mesure dans les deux sens du courant, l'influence de la longueur du segment interpolaire n'a pas à intervenir, puisque cette différence apparaît même quand la longueur du segment interpolaire reste constante. En revanche, il y a lieu de rechercher la cause de ce phénomène dans le troisième point de vue que j'ai indiqué. Ceci va faire l'objet du paragraphe suivant.

IV. *Variations des paramètres de l'excitabilité le long du nerf.* — En excitation bipolaire, comme en monopolaire, le siège de l'excitation varie selon le sens du courant. Par suite, à la fermeture, l'excitation a lieu tantôt en un point, tantôt en l'autre. Les différences observées entre les deux paramètres, rhéobase et chronaxie, selon que l'électrode nerveuse est positive ou négative en monopolaire, selon que le courant est ascendant ou descendant en bipolaire, ces différences peuvent tenir simplement à des variations locales de l'excitabilité. A vrai dire, dans le cas d'excitation monopolaire, les valeurs différentes de la rhéobase s'expliquent, comme on l'a vu, par la simple considération de la densité du courant à l'électrode où prend naissance l'excitation ; mais cette explication, qui n'est pas valable pour la différence des chronaxies, ne l'est pas non plus pour celle des rhéobases en bipolaire, car dans ce cas

les deux électrodes ont la même densité. C'est donc l'hypothèse d'une variation de l'excitabilité le long du nerf qu'il faut envisager.

D'anciennes et nombreuses expériences ont montré déjà les variations du seuil de l'excitation le long du nerf et la théorie de l'avalanche, par laquelle Pflüger expliquait que la fermeture du courant ascendant excite avant celle du descendant, revient également à la notion d'une excitabilité variable aux divers niveaux du nerf. Au voisinage des lésions et des sections, on a noté d'importantes variations à cet égard, et également quand le nerf vieillit ou se dessèche, comme il arrive toujours, au bout d'un temps plus ou moins long, lorsque cet organe est isolé et séparé des tissus ambiants. Comme il s'agit précisément, dans la plupart de nos expériences, de nerfs sectionnés et isolés (protégés, il est vrai, contre la dessiccation) on peut songer que la différence des chronaxies correspond à une excitabilité inégale des divers points du nerf. La supposition semble encore plus probable si l'on considère que c'est précisément quand les électrodes sont dans des régions éloignées l'une de l'autre que le phénomène apparaît dans toute son ampleur.

Une série d'expériences a alors été entreprise pour déterminer les valeurs de la chronaxie et de la rhéobase à divers niveaux du nerf, à partir d'une section, et pour suivre l'évolution de ces paramètres en fonction du vieillissement. A cet effet, la préparation est disposée dans l'excitateur à six électrodes décrit ci-dessus (fig. 24), et placée autant que possible à l'abri de la dessiccation. L'excitation est amenée au tissu, d'une part à l'aide d'une électrode diffuse en contact avec la masse musculaire, et de l'autre, à l'aide de l'une des trois électrodes nerveuses A, C, F; A est située un peu en dessous de la section du sciatique, C à peu près à égale distance de la section et de l'entrée du nerf dans le muscle, F enfin, au voisinage de ce dernier point. Comme dans les expériences précédentes, la mesure de la rhéobase et de la chronaxie est faite, dans chaque cas, pour les deux sens du courant.

Expérience du 25 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta.*

HEURES.	ÉLECTRODE nerveuse.	COURANT DESCENDANT. Rhéobase (en volts).	COURANT DESCENDANT. Chronaxie (en farads.10⁻⁸).	COURANT ASCENDANT. Rhéobase (en volts).	COURANT ASCENDANT. Chronaxie (en farads.10⁻⁸).
10,5	A	0,24	12-13	0,16	12-13
	C	0,39	7-8	0,22	9-10
	F	0,49	5-6	0,22	7-8
10,15	A	0,26	9-10	0,21	9-10
	C	0,41	6-7	0,23	7-8
	F	0,56	5-6	0,21	7-8
10,25	A	0,30	9-10	0,50	5-6
	C	0,47	5-6	0,29	6-7
	F	0,52	6-7	0,21	7-8

Au courant descendant correspondent des excitations qui se produisent, dans tous les cas, au niveau où le nerf pénètre dans la masse musculaire. On retrouve, sur la chronaxie, la diminution déjà constatée, quand les électrodes se rapprochent, et en même temps une élévation des seuils.

Au courant ascendant, en revanche, correspondent des excitations se produisant à trois niveaux du nerf. Si l'on considère les trois déterminations faites à 10 h. 5 et à 10 h. 15, avec A, C et F, on constate que la chronaxie décroît de A à F ; mais cette constatation est peu démonstrative, puisqu'il est impossible de savoir quelle part revient, dans cette décroissance, à la diminution de longueur du segment interpolaire et quelle part revient à une variation possible de l'excitabilité le long du nerf. Ce qu'il faut considérer, ce sont les diverses déterminations successives faites avec une seule et même électrode. On remarque alors que la chronaxie en A est passée en vingt minutes de 12-13 à 5-6; dans le même temps, celle en C varie de 9-10 à 6-7 ; celle en F, enfin, est stable pendant la durée de l'expérience. Les mouvements des rhéobases ont été inverses de ceux des chronaxies. De cette rapide variation de l'excitabilité dans la région supérieure, de sa stabilité dans l'inférieure, il est résulté qu'à 10 h. 25, à l'inverse des conditions initiales, ce sont les régions inférieures qui ont la chronaxie la plus forte et les seuils les plus bas. On peut donc admettre au voisinage de la section et aussitôt après celle-ci, une zône

d'hyperexcitabilité (rhéobase petite, chronaxie grande); mais à cet état succède bientôt de l'hypoexcitabilité (la rhéobase s'élève, la chronaxie diminue); pendant la durée de l'expérience, la partie inférieure du nerf n'a été que peu touchée par les variations de l'excitabilité, comme le montre la stabilité de la chronaxie à l'électrode F en courant ascendant et sa très faible variation dans le temps en courant descendant. Il n'en est pas de même dans l'expérience suivante, qui a été poursuivie pendant un temps plus long.

Expérience du 26 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria*; mêmes conditions (fig. 25).

HEURES.	ÉLECTRODE nerveuse.	COURANT DESCENDANT. Rhéobase (en volts).	COURANT DESCENDANT. Chronaxie (en farads. 10⁻⁸).	COURANT ASCENDANT. Rhéobase (en volts).	COURANT ASCENDANT. Chronaxie en farads. 10⁻⁸).
4,0	A	0,57	9-10	0,18	12-13
	C	0,66	7-8	0,28	10-11
	F	0,96	7-8	0,43	10-11
4,10	A	0,46	10-11	0,51	8-9
	C	0,56	9	0,29	8-9
	F	0,82	7-8	0,41	8-9
4,20	A	0,43	11-12	1,04	6-7
	C	0,51	8-9	0,35	8-9
	F	0,75	8-9	0,43	7-8
4,30	A	0,45	10-11	1,58	5-6
	C	0,53	8-9	0,38	7-8
	F	0,94	6-7	0,42	7-8
4,40	A	0,56	7-8	1,94	5-6
	C	0,67	5-6	0,37	7-8
	F	1,34	4-5	0,41	6-7
4,50	A	0,76	6-7	1,87	5-6
	C	0,89	4-5	0,35	7-8
	F	»	»	0,38	6-7

Cette expérience est nettement confirmative de la précédente : le courant ascendant montre une hyperexcitabilité des régions supérieures (grande chronaxie, petite rhéobase) plus forte au début en A qu'en C et F ; mais cette hyperexcitabilité diminue d'autant plus vite qu'on est près de la section, et A devient rapidement moins excitable que C et F (la chronaxie de

A diminue en effet beaucoup plus rapidement que celle de C et de F. Cette hypoexcitabilité augmente avec le temps. D'autre part, le courant descendant fournit à son tour des renseigne-

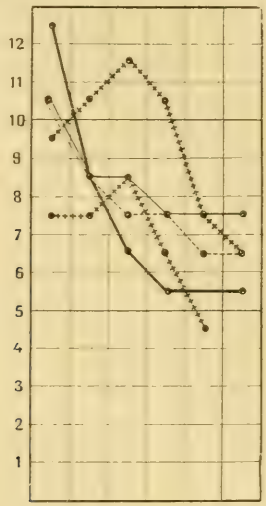


Fig. 25. — Variations de la chronaxie le long du nerf à partir d'une lésion. (En abscisses les temps, en ordonnées les chronaxies).
++++ Chronaxie (en petite et grande distance) à l'électrode diffuse.
..... — F
——— — C
——— — A

ments intéressants. On voit au début que la rhéobase à l'électrode diffuse diminue et que la chronaxie augmente, ce qui indique évidemment que cette région est atteinte aussi, mais plus tardivement par la zone d'hyperexcitabilité consécutive à la section. Cette hyperexcitabilité subsiste encore (à 4 h. 20) alors que les régions supérieures du nerf deviennent de plus en plus hypoexcitables. Enfin l'excitabilité diminue à son tour à l'électrode diffuse et on peut dire qu'à ce moment tout l'ensemble du nerf tend vers l'hypoexcitabilité.

En somme, ces expériences ne constituent pas autre chose qu'une analyse précise du fait signalé par Rosenthal (1), confirmé ensuite par divers expérimentateurs et en particulier par Charbonnel-Salle (2) : à la suite d'une section, il se propage vers les parties inférieures du nerf une hyperexcitabilité qui,

(1) Rosenthal. — *Allgem. med. Centralzeitung*, XXVIII, n° 16, 1859, p. 126.
(2) Charbonnel-Salle. — *Loc. cit.*

rapidement, fait place près de la lésion à une hypoexcitabilité progressant à son tour vers le muscle. Ce phénomène rend parfaitement compte, à mon sens, de la différence des chronaxies observées dans les expériences précédentes et explique aussi comment, au bout d'un certain temps, cette différence peut s'annuler, ou même apparaître en sens inverse, puisque les deux extrémités du tronc nerveux deviennent alternativement hyper- et hypoexcitables, à des temps différents pour chacune d'elles. Le procédé le plus sûr pour supprimer cette différence est donc d'éviter toute lésion du nerf et d'opérer sur une préparation disséquée depuis quelque temps, pour laquelle ces grandes variations locales d'excitabilité auront pu s'atténuer, et enfin d'utiliser des électrodes aussi rapprochées que possible.

Résumé. — Il résulte donc de cette étude expérimentale que *les paramètres de l'excitabilité varient avec la longueur du segment interpolaire : une augmentation de cette longueur amène une diminution de la rhéobase et une augmentation de la chronaxie. En revanche, l'influence du sens du courant paraît, jusqu'ici, problématique, la différence observée entre les chronaxies prises dans les deux sens du courant relevant surtout, semble-t-il, d'une excitabilité non identique dans les divers points du nerf.*

Il semble exister entre les deux caractéristisques de l'excitabilité une liaison telle que la chronaxie diminue, quand la rhéobase s'élève pour une cause relevant, non d'une modification dans le circuit d'excitation, mais d'une variation de l'excitabilité du tissu ; inversement, à un abaissement de la rhéobase correspond une augmentation de la chronaxie.

Dans tous les cas, *la différence des chronaxies mesurées avec le pôle négatif différencié, puis avec le pôle positif, ne peut, d'après tout ce qui précède, être retenue comme l'indication d'une condition spéciale à l'excitation monopolaire.*

CONCLUSIONS

Par la localisation précise des électrodes physiologiques, j'ai montré l'identité parfaite, au point de vue qualitatif, de l'excitation monopolaire et de l'excitation bipolaire. La seule différence entre ces deux procédés est d'ordre quantitatif : elle est

relative à la densité du courant aux électrodes physiologiques. Faire de l'excitation unipolaire, c'est, purement et simplement, opérer avec des électrodes physiologiques d'inégales densités, et, par suite, élever les seuils des excitations correspondant à l'électrode à densité diminuée, vis-à-vis de ceux qui correspondent à l'électrode à densité augmentée; et ceci, sans introduire aucune condition pouvant avoir au point de vue théorique le moindre intérêt, car il a été démontré, dans le chapitre précédent, que les résultats de cette méthode unipolaire ne pouvaient conduire à distinguer une excitabilité vis-à-vis du pôle positif, et une vis-à-vis du pôle négatif, pour une seule et même variation du courant, fermeture ou ouverture. Les derniers doutes qui pouvaient subsister à cet égard, après la constatation d'une différence des chronaxies déterminées avec le pôle positif et avec le négatif comme pôle différencié, ont été levés, et la différence en question rattachée à des causes indépendantes de la différenciation des électrodes.

CHAPITRE III

INVERSION DE LA LOI POLAIRE DANS L'EXCITATION DU NERF

EXPOSÉ HISTORIQUE ET CRITIQUE

Dans l'étude expérimentale précédente, il n'a été question que de la loi polaire des préparations normales. Après avoir mis en évidence l'identité de la formule obtenue sur l'homme avec celle donnée par des préparations neuro-musculaires pour lesquelles la distribution du courant dans le tissu est plus facile à schématiser, j'ai précisé, d'après les résultats d'expériences variées, le siège des excitations à la fermeture et à l'ouverture du courant galvanique. Mais il reste une question importante qui, jusqu'ici, n'a pas été effleurée et sur laquelle il convient maintenant de s'arrêter : c'est l'étude des modifications de la loi polaire sur les nerfs malades, lésés, en voie de dégénérescence et dans diverses autres circonstances pathologiques. C'est uniquement des ré-

actions au courant galvanique qu'il est question ici, et spécialement, des perturbations qui se manifestent dans l'ordre normal d'apparition des secousses à la fermeture et à l'ouverture.

En excitation bipolaire, les résultats graduellement acquis par les observations de Ritter, de Nobili, de Heidenhain et de Pflüger montrent, comme il a déjà été exposé dans le chapitre précédent, que les réponses à l'excitation galvanique apparaissent dans l'ordre suivant :

fermeture du courant ascendant ;
fermeture du courant descendant ;
ouverture du courant ascendant ;
ouverture du courant descendant.

De ces excitations, deux disparaissent pour les fortes intensités ; ce sont celles qui correspondent à la fermeture du courant ascendant et à l'ouverture du descendant, en sorte qu'on peut distinguer, avec Pflüger, trois stades principaux de réaction, selon que l'excitation est faible, moyenne ou forte.

Les résultats fournis par la méthode unipolaire sont, nous l'avons démontré, complètement comparables aux précédents, puisque, dans les deux dispositifs, la localisation polaire des excitations est identiquement la même. Dans le cas où l'électrode différenciée est au contact du sciatique et l'électrode diffuse au muscle, la secousse dite de fermeture cathodique F correspond à la secousse de fermeture en courant ascendant ; la secousse de fermeture anodique F′ équivaut à celle de fermeture du courant descendant. De même pour les excitations d'ouverture, O s'identifie avec l'excitation d'ouverture en courant descendant, et O′ avec celle de l'ascendant. Bref, l'ordre d'apparition des excitations de l'appareil neuro-musculaire normal, excité par un dispositif monopolaire, avec une des électrodes au contact direct du nerf, l'autre à la masse musculaire,

$$F < F' < O < O'$$

est identique à l'ordre d'apparition des secousses dans la méthode bipolaire, à cette différence près que l'électrode myopolaire possédant ici une densité plus faible, il en résulte une

élévation un peu plus considérable des seuils F′ et O′, c'est-à-dire du seuil de fermeture en descendant et du seuil d'ouverture en ascendant ; le seuil pour cette dernière passe alors fort au-dessus du seuil qui correspond à O, ouverture en descendant ; pour la même raison, il arrive parfois que F′ apparait après O. En outre, dans l'un ou dans l'autre cas, le stade des courants forts se traduit de la même façon par la disparition de F ou seuil de fermeture en ascendant, et de O ou seuil d'ouverture en descendant.

Bien entendu, si l'excitation monopolaire est faite en sens inverse, c'est-à-dire avec une électrode diffuse située non au muscle, mais, cette fois, vers les centres, la succession des seuils

$$F < F' < O < O'$$

reste inaltérée. Seulement, dans ce cas, F est une fermeture de courant descendant, F′ une fermeture de courant ascendant. De même O s'identifie à l'ouverture de l'ascendant, O′ à celle du descendant. Par conséquent, la loi des courants forts va se traduire différemment : ce sont ici les deux secousses F′ et O′ qui disparaissent quand l'intensité du courant augmente suffisamment, ainsi que je l'ai démontré en collaboration avec H. Laugier (1).

Ayant affirmé à nouveau l'identité des deux procédés d'excitation, examinons les principales données relatives aux inversions dans l'ordre normal d'apparition des secousses, ou à la disparition radicale de certaines d'entre elles.

Il y a lieu, dès le début, d'éliminer une première cause de perturbation qui relève, non d'une modification dans l'excitabilité du tissu, mais d'une simple contingence expérimentale. Pendant le passage du courant galvanique dans un nerf, il se produit une polarisation des tissus à laquelle, on le verra en étudiant quantitativement la secousse d'ouverture, beaucoup d'auteurs attribuent un rôle prépondérant dans la production de l'excitation. Ce qu'il importe de remarquer ici, c'est que, si les régions anélectrotonisées et catélectrotonisées restent

(1) H. Cardot et H. Laugier. — *Soc. de biologie*, 13 juillet 1912; *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, septembre 1912.

reliées, après l'ouverture du circuit d'excitation, par des conducteurs électriques ou électrolytiques non très résistants, il peut se produire à ce moment, au travers de ces derniers, une fermeture d'un courant de polarisation. En employant la méthode unipolaire sur l'homme, E. Huet (1) a invariablement constaté, avec un dispositif tel que les électrodes restent shuntées, après l'ouverture, par une faible résistance, qu'il se produit un abaissement considérable des deux seuils O et O'. O pouvant alors apparaître avant F'. Dans notre dispositif habituel d'excitation de la préparation neuro-musculaire de grenouille (électrode différenciée sur le nerf, électrode diffuse à la masse musculaire), il se manifeste une pareille perturbation, lorsque les électrodes sont shuntées. La succession des seuils

$$F < F' < O < O'$$

fait place à la suivante :

$$F < O < F' < O'.$$

Il est bien évident que l'inversion observée de la position des deux seuils F' et O n'a absolument rien à voir avec une modification de l'excitabilité du tissu, comparable à celles que nous allons maintenant passer en revue.

Des perturbations de la loi polaire normale apparaissent, en particulier, sur le nerf au voisinage de sections ou de parties lésées. Si l'une des électrodes excitantes est placée à l'extrémité sectionnée d'un nerf et l'autre sur sa surface longitudinale, à une courte distance de la première, plus courte s'il s'agit d'un animal à sang froid que s'il s'agit d'un homéotherme, on obtient d'emblée la loi des courants forts, c'est-à-dire que, dans la direction ascendante, il n'y a excitation qu'à l'ouverture, et dans la direction descendante, qu'à la fermeture. En revanche, si on écarte la seconde électrode de la première, la fermeture de courants ascendants et l'ouverture de courants descendants redeviennent efficaces (2). L'expérience suivante d'Heidenhain (3) n'est qu'une variante de la précédente :

(1) E. Huet. — *Bull. officiel de la Soc. française d'Électrothérapie*, nov. 1895.
(2) W. Biedermann. — *Elektrophysiologie*, 2e partie, 1895, p. 575.
(3) R. Heidenhain. — *Studien aus dem physiol. Institut zu Breslau*, I, p. 4.

on sectionne le nerf entre les deux électrodes, et on ressoude les deux tronçons; dans ce cas, l'électrode supérieure effective n'est plus au niveau de l'électrode supérieure instrumentale, mais se trouve reportée au niveau de la section, et l'on peut encore obtenir uniquement la loi des courants forts.

En refroidissant fortement ou en échauffant vers 50° l'extrémité d'un nerf, on obtient encore les mêmes manifestations quand l'une des électrodes est placée sur la région ainsi traitée.

Ces faits, ramenés avec raison par Biedermann (1) à la suppression de l'activité de l'électrode supérieure par diminution ou suppression de l'excitabilité dans la région correspondante du nerf, ont été retrouvés par Harless (2) en faisant, au niveau de l'électrode supérieure, des applications de certains composés chimiques, tels, par exemple, que l'ammoniaque.

Il semble donc, par conséquent, qu'une diminution de l'excitabilité au niveau de l'électrode centropolaire seule puisse avoir pour résultat l'apparition immédiate du troisième stade de la loi des secousses de Pflüger. Ce phénomène est assurément le même que celui relaté par Rosenthal et von Bezold (3) sur le nerf mourant. Ces auteurs ont distingué, en effet, au cours du vieillissement de la préparation, trois stades dont les réactions correspondent respectivement à celles d'une préparation fraîche vis-à-vis des courants faibles, moyens et forts.

D'une façon identique s'expliquent des expériences de Charbonnel-Salle (4) montrant qu'une ligature posée entre les électrodes élève le seuil de fermeture pour le courant ascendant, en sorte que c'est la fermeture du courant descendant qui devient la première efficace.

Relativement à la position du seuil d'ouverture par rapport à celle du seuil de fermeture, Claude Bernard (5), Schiff (6),

(1) W. Biedermann. — *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, LXXXIII, 1881, p. 289; *Elektrophysiologie*, 2e partie, 1895, p. 576.

(2) Harless. — *Zeitschrift für rat. Medicin*, III, p. 12.

(3) Rosenthal et Von Bezold. — *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1859, p. 531.

(4) L. Charbonnel-Salle. — *Biblioth. École Hautes-Études, sect. des sc. nat.*, XXIV.

(5) Claude Bernard. — *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, I, p. 185.

(6) M. Schiff. — *Lehrbuch der Muskel-und Nervenphysiologie*, 1858-1859, p. 80.

Valentin (1) et Rumpf (2) ont indiqué que, sur le nerf resté en connexion avec les centres, la secousse d'ouverture n'apparaît pas ou seulement à des intensités plus fortes que celles qui la produisent sur le nerf sectionné.

Heidenhain (3), d'autre part, a montré que les effets des excitations d'ouverture sont augmentés quand l'anode est au voisinage d'une lésion.

Sans allonger outre mesure l'énumération des nombreux cas d'inversion présentés par la littérature électrophysiologique, il convient pourtant de citer encore des expériences plus récentes où des manifestations analogues sont apparues après des lésions, localisées à certaines parties de l'appareil neuro-musculaire. Ce sont, en particulier, d'intéressantes observations de Leegaard (4), de Bastelberger (5), d'Hofmann (6), d'Abelous (7) et de Cluzet (8); en particulier, je reviendrai ultérieurement sur celles de ces deux derniers auteurs. Enfin, en collaboration avec Bardier (9), Cluzet a montré que les fibres musculaires lisses de l'aponévrose orbito-oculaire du chien, excitées par leur nerf, le tronc vago-sympathique, mis au contact d'une électrode différenciée, l'électrode indifférente étant en un point quelconque du corps, donnent, normalement semble-t-il, — et nous discuterons ultérieurement ce point, — une inversion de la loi d'excitation, F′ et O′ apparaissant avant F et O.

Enfin, en dehors du domaine de la pure expérimentation physiologique, de très nombreux cas d'inversion ont été signalés par les cliniciens dans des cas de lésions ou de dégénérescence de l'appareil neuro-musculaire. Sans doute ces observations, faites par excitation de nerfs et de muscles au travers de la peau, correspondent à des conditions expérimentales (distri-

(1) Valentin. — *Die Zuckungsgesetze des lebenden Nerven und Muskels*, 1863, p. 24.

(2) Th. Rumpf. — *Arch. für Psychiatrie und Nervenkrankh.*, VIII, 1878, p. 567.

(3) R. Heidenhain. — *Studien aus dem physiol. Institut zu Breslau*, I, p. 4.

(4) Leegaard. — *Deutsch. Arch. für klin. Medicin*, XXVI.

(5) Bastelberger. — *Deutsch. Arch. für klin. Medicin*, XXVIII.

(6) Hofmann. — *Arch. für experim. Pathol. und Pharmak.*, XXXIII, 1894.

(7) Abelous et Cluzet. — *Soc. de biologie*, 9 et 16 juin 1900.

(8) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902, 31 janvier et 14 février 1903.

(9) Bardier et Cluzet. — *Soc. de biologie*, 26 juillet 1902.

bution du courant dans les tissus, dérivations, pôles accessoires dont l'importance a été signalée par Helmholtz, qu'il est bien difficile d'imaginer et de schématiser avec tant soit peu d'exactitude. Pourtant on a vu dans le chapitre précédent que la loi des secousses obtenues sur l'homme concorde très bien avec celle qui est donnée par une préparation neuro-musculaire simple (sciatique et gastrocnémien de grenouille par exemple), pour laquelle il est possible de déterminer avec précision la situation des deux électrodes physiologiques. Il est donc très légitime d'admettre que les conditions habituelles des observations électrothérapiques ne sont pas essentiellement différentes de celles qui sont réalisées dans l'excitation d'un muscle par son nerf mis à nu. Par conséquent, si l'on observe dans les deux cas des phénomènes d'inversion, il est naturel de leur chercher une explication commune. De fait, de telles perturbations apparaissent chez l'homme, comme nous le disions ci-dessus, et font partie d'un ensemble de manifestations pathologiques, variations quantitatives et qualitatives de l'excitabilité, réunies pour la première fois par Erb (1) sous le nom de *réaction de dégénérescence*. La variation dite qualitative de l'excitabilité consiste en effet, fondamentalement en l'apparition de F′ avant F, et de O′ avant O, l'excitation étant faite en plaçant l'électrode différenciée sur la peau au niveau du tronc nerveux ou du point moteur du muscle, et l'électrode diffuse en un point quelconque du corps, par exemple dans la région dorsale. Cluzet (2), en employant sur la grenouille ce procédé d'excitation du nerf à travers la peau, a retrouvé d'ailleurs la réaction de dégénérescence, lorsque le sciatique a été sectionné et que l'électrode active est placée en dessous de la section.

En somme, ces manifestations très variées, les unes signalées par les physiologistes sur des préparations neuro-musculaires simples, les autres constatées par les électrothérapeutes sur les nerfs et les muscles de l'homme dans des conditions pathologiques, se résument en définitive dans les quelques données suivantes :

(1) Erb. — *Traité d'électrothérapie* (trad. française par A. Rueff, 1884, p. 166).

(2) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902.

a. En excitation bipolaire, on signale l'abaissement du seuil d'ouverture par rapport à celui de fermeture, en premier lieu; et, en second, il arrive fréquemment que la fermeture en courant descendant excite plus tôt qu'en ascendant, à l'inverse du cas normal

b. En excitation monopolaire, il se produit de la même façon, dans un certain sens du courant, une augmentation de l'excitation à l'ouverture par rapport à l'excitation à la fermeture; en outre, on note en général une inversion des deux seuils F et F′, en sorte que le second apparaît anormalement avant le premier.

Ceci posé, les explications à donner de ces perturbations ne peuvent être, me semble-t-il, qu'au nombre de trois. Ce sont ces hypothèses qui vont être exposées et critiquées.

1° Il est admis d'une façon courante chez les électrothérapeutes français, depuis les travaux de Chauveau (1) et de ses élèves, qu'il est possible, par une différenciation convenable des électrodes, d'obtenir à l'un des pôles physiologiques une densité du courant suffisamment faible pour que l'action de ce pôle soit pratiquement supprimée. Dès lors, les secousses obtenues successivement avec l'anode et avec la cathode comme pôle différencié sur le nerf (F et O′ avec la cathode, F′ et O avec l'anode) ne seraient pas autre chose que les réponses de l'appareil neuromusculaire à des actions polaires qualitativement différentes, et il y aurait lieu de distinguer, tant pour l'excitation de fermeture que pour celle d'ouverture, une excitabilité du tissu vis-à-vis du pôle négatif et une excitabilité vis-à-vis du pôle positif (2). C'est sans doute dans ce sens que Cluzet (3), étudiant la relation entre la quantité Q d'électricité nécessaire pour atteindre le seuil de fermeture et la durée de passage t, détermine les valeurs des coefficients a et b de la loi de Weiss :

$$Q = a + bt.$$

(1) A. Chauveau. — *Académie des sciences*, 1875, 2e semestre, p. 779, 825, 1039.

(2) Voy. en particulier Doumer (de Lille). — *Ann. d'électrobiol. et de radiol.*, mars 1911.

(3) J. Cluzet, *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902.

et la valeur du rapport $\frac{a}{b}$, successivement avec la cathode différenciée et avec l'anode et qu'il suit leurs variations au cours de la dégénérescence. Il se trouve que, généralement, les valeurs obtenues pour ces quantités, et en particulier pour le rapport $\frac{a}{b}$ sont différentes selon que le pôle différencié est positif ou négatif, ainsi que Weiss (1) l'a, le premier, constaté. C'est là un point sur lequel je me suis arrêté antérieurement pour montrer que cette divergence ne saurait être invoquée pour justifier la distinction de deux excitabilités qualitativement différentes. Il serait donc légitime de ne pas s'arrêter plus longtemps, dans cet exposé, sur de semblables conceptions. Néanmoins, il est intéressant d'examiner comment elles peuvent rendre compte de l'inversion de la formule d'excitation. On dira, avec bon nombre d'électrothérapeutes, que l'excitabilité du tissu vis-à-vis du pôle positif seul est augmentée au cours de la dégénérescence, et Weiss (1) a précisé cette hypothèse par la considération des deux lois $Q = a + bt$, $Q = a' + b't$ qui correspondent à chacun des pôles pris successivement comme pôle différencié.

Mais tout le premier chapitre n'a-t-il pas eu pour but de montrer qu'il est impossible de continuer à envisager une excitabilité vis-à-vis du pôle positif, et une vis-à-vis du pôle négatif, à moins d'entendre sous ces dénominations : excitabilité pour l'ouverture du courant et excitabilité pour la fermeture? En effet, il n'existe ni réelle excitation de fermeture anodique, ni réelle excitation d'ouverture cathodique; les manifestations ainsi désignées sont, nous pensons l'avoir solidement démontré, en relation avec l'activité du pôle prétendu inactif, et la cathode n'excite jamais qu'à la fermeture, l'anode qu'à l'ouverture du courant, conformément à l'ancienne conception de Pflüger. Dès lors, l'inversion de la loi polaire d'excitation, le passage de la succession

$$F < F' < O < O'$$

à la succession

$$F' < F < O' < O$$

(1) G. Weiss. — *Soc. de biologie*, 8 juin 1901.

ne peut s'expliquer par une augmentation de l'excitabilité vis-à-vis de la fermeture anodique et de l'ouverture cathodique. Il faut donc, pour trouver une explication conforme à l'analyse expérimentale, recourir à d'autres hypothèses. C'est entre les deux suivantes que des expériences nouvelles nous permettront de faire un choix.

2° Ayant admis que l'excitation d'ouverture est toujours anodique, celle de fermeture toujours cathodique, sur l'appareil neuro-musculaire normal, certains physiologistes ont pensé qu'il pouvait apparaître dans des conditions particulières une inversion véritable des actions polaires. Il faut alors entendre cette inversion dans le sens que l'excitation de fermeture se produira, cette fois, au niveau de l'anode et celle d'ouverture au niveau de la cathode. Cette idée se trouve déjà exprimée, semble-t-il, dans les travaux de Brenner (1) : « Die Umkehrung besteht darin dass die Kathode und die Anode ihre Rollen vollstandig umtauschen », à moins que l'auteur n'entende simplement résumer dans cette phrase les résultats cliniques obtenus en prenant pour pôle instrumental différencié l'anode ou la cathode, et sans rien préjuger des processus intimes qui siègent au niveau des électrodes physiologiques. Rappelons en outre que Krehl (2), en se plaçant dans cette hypothèse d'une inversion des actions polaires, l'a vainement recherchée sur le sartorius dégénéré après section du plexus lombaire. Mais c'est à Loeb (3) et à Bancroft (4), qu'il faut arriver pour trouver explicité, d'une façon conforme aux récentes théories de l'excitation électrique, le mécanisme d'une inversion véritable des actions polaires. Ceci amène, pour la clarté de l'exposé, à indiquer brièvement de quelle façon ces physiologistes conçoivent le processus de l'excitation.

Loeb (5) a constaté que les sels de sodium, de potassium et de lithium ont, sur le muscle, une action excitante, tandis que les sels de calcium et de magnésium ont un effet antagoniste des

(1) Brenner. — *Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Elektrotherapie*, Leipzig, 1868-1869.
(2) Krehl. — *Pathol.-Physiol.*, 1898.
(3) J. Loeb. — *Pflüger's Archiv*, CXVI, 1907, p. 193.
(4) F. W. Bancroft. — *Journ. of Physiology*, XXXIV, 1906, p. 444.
(5) J. Loeb. — *American Journal of Physiology*, V, 1901, p. 362.

précédents. L'action inhibitrice des sels de calcium et de magnésium se retrouve pour le nerf et, corrélativement à ce fait, les sels dont les anions peuvent précipiter dans le nerf les ions libres Ca et Mg (citrate, oxalate, fluorure, phosphate, carbonate) augmentent l'excitabilité du tissu. Or, pendant le passage du courant constant dans le nerf, il y a deux effets à distinguer :

a. Augmentation de l'excitabilité dans la région cathodique, diminution dans la région anodique ;

b. Excitation de l'appareil neuro-musculaire à la fermeture du courant et à l'ouverture, l'excitation partant, normalement, de la cathode dans le premier cas, de l'anode dans le second.

Les sels qui précipitent le calcium et le magnésium diminuant l'excitabilité, comme l'anélectrotonus, on peut se demander s'il n'y a pas, pendant le passage du courant, diminution relative des ions Ca et Mg au voisinage de la cathode et augmentation relative au voisinage de l'anode. La chose apparaît possible d'après les considérations suivantes sur la vitesse de transport des différents ions. En effet, celle des anions organiques (acides oléique, palmitique, stéarique, par exemple) est très faible comparée à celle de l'anion Cl. Donc, pendant le passage du courant, il y a à la cathode enrichissement relatif des anions organiques par rapport aux anions Cl; le rapport des concentrations de ces deux catégories d'ions varie en faveur des premiers. Or, tandis que les chlorures sont les plus facilement dissociables parmi tous les sels de calcium et de magnésium qui peuvent se former dans le nerf, au contraire, les anions acides envisagés forment avec ces deux métaux des composés à peu près insolubles. On conçoit donc qu'à la cathode puisse se produire une diminution de la concentration des ions libres Ca et Mg. Il est vrai que, d'autre part, il y a déplacement des cations Na, K, Ca, Mg vers la cathode, mais avec des vitesses de transport telles qu'il arrive, dans l'unité de temps, un peu plus d'ions K que d'ions Ca et Mg. Cet accroissement relatif des ions K est, du reste, négligeable vis-à-vis de la variation de la concentration en ions Ca et Mg résultant de la différence entre les vitesses de transport des anions Cl et des anions acides gras. A l'anode, inverse-

ment, il doit parvenir plus d'ions Cl que d'ions acides gras, d'où une augmentation relative des ions libres Ca et Mg. « Nous voyons donc, dit le physiologiste américain, qu'il est très possible que l'augmentation d'excitabilité de la région catélectrotonisée du nerf traversé par le courant dépende d'une diminution relative de la concentration des ions libres Ca et Mg, et que la diminution de l'excitabilité dans la région anélectrotonisée soit causée par une augmentation relative de la concentration de ces ions (1). »

Bancroft a alors expliqué, d'après les conceptions précédentes, comment on pouvait se représenter le processus d'excitation ainsi que l'inversion de la loi polaire, à la suite d'expériences entreprises sur les Paramécies.

D'une façon générale, j'ai écarté de ce travail les résultats obtenus par action du courant électrique sur les Protistes. Il n'y a jusqu'ici, je crois, des faits recueillis dans cette voie par de nombreux auteurs, à tirer aucun renseignement qui puisse éclairer d'une façon utile le mécanisme de l'excitation nerveuse ou musculaire. D'abord, les réactions qu'on observe ne sont pas en général comparables à l'excitation produite sur le nerf par la fermeture du courant; il s'agit, en effet, de manifestations durables qui ne prennent habituellement fin qu'à la cessation du courant excitant. En outre, des conditions d'expérimentation fatalement imprécises, puisque le courant agit sur un organisme entier, largement baigné dans l'eau, l'interférence probable de plusieurs phénomènes : cataphorèse, galvanotropisme et excitation proprement dite, nous placent trop loin des conditions relativement bien définies, réalisées dans l'excitation de l'appareil neuro-musculaire, et la discussion des phénomènes observés, assurément d'un haut intérêt à de multiples points de vue, nous entraînerait inévitablement hors du sujet traité. Toutefois pour la compréhension de la théorie de l'inversion proposée par Loeb et Bancroft, il est indispensable d'exposer brièvement les résultats obtenus par ce dernier auteur.

En 1905, Bancroft (2) a décrit les réactions ciliaires des

(1) J. Loeb. — *Pflüger's Archiv*, CXVI, 1907, p. 193.
(2) F. W. Bancroft. — *Pflüger's Archiv*, CVII, 1905, p. 535.

Paramécies traversées par un courant constant. Pendant la durée de l'excitation, les cils situés du côté de la cathode dirigent leur extrémité vers la région antérieure de l'animal, alors qu'à l'état de repos tous les cils sont tournés vers la région postérieure. Au contraire, du côté anodique, les cils conservent, à partir de la fermeture du courant, leur position de repos. Ce résultat peut être interprété d'une façon conforme à la théorie de Pflüger, en disant que ce sont seulement les cils situés du côté de l'électrode négative qui sont excités à la fermeture du courant. L'intérêt des observations en question réside surtout dans ce fait, qu'ayant recherché ce qui arrivait lorsqu'on plonge la Paramécie dans une solution décalcifiante (citrate ou oxalate de soude), capable de diminuer la concentration des ions Ca, l'auteur a constaté qu'à la fermeture du courant constant, ce sont, cette fois, les cils du côté anodique qui prennent la position d'excitation, tous les autres restant au repos (1). Il est vrai que ce phénomène est fugace et fait place rapidement à une inexcitabilité complète; néanmoins, il est net au début de l'action décalcifiante. Pour l'expliquer, Bancroft suppose que l'excitation se produit pour une valeur déterminée α du rapport $\frac{\text{concentration Ca, Mg}}{\text{concentration Na, K}}$. Dans les conditions normales, lorsque le courant ne passe pas, le rapport en question a une valeur supérieure à α. Pendant le passage du courant, cette valeur, d'après les considérations précédentes, diminue du côté de la cathode et augmente à l'anode. C'est donc seulement à la cathode que peut être réalisée la valeur α correspondant à l'excitation, et c'est de ce côté que se produit l'excitation des cils. Au contraire, si les Paramécies sont placées dans une solution décalcifiante, la valeur du rapport est initialement plus petite que α. C'est donc seulement là où la valeur du rapport augmentera pendant le passage du courant, c'est-à-dire à l'anode, que pourra être atteinte la valeur α, et c'est, en effet, seulement à l'anode, que les cils sont excités. On trouve donc, dans cette théorie, une explication ingénieuse et, somme toute, satisfaisante, d'une manifestation aussi surprenante que l'inversion réelle des actions polaires.

(1) F. W. Bancroft. — *Journ. of Physiology*, XXXIV, 1906, p. 444.

Il va sans dire qu'on pourrait expliquer un tel phénomène par des hypothèses physico-chimiques différentes des précédentes. Plutôt que de s'engager dans cette voie, il est plus intéressant de voir si l'expérience confirme ou non cette notion d'inversion réelle.

3° En effet, une troisième hypothèse peut être invoquée pour expliquer les perturbations de la loi polaire, dont il a été fait, au début du chapitre, une sommaire revue.

Considérons, en particulier, le cas où l'excitation porte sur le nerf par une électrode différenciée en contact médiat ou immédiat avec lui et par une électrode dite, à tort, indifférente, placée à un point quelconque du corps. Dans ces conditions, le nerf possède, bien entendu, deux électrodes physiologiques ; mais à l'une d'elles correspond une forte densité du courant, à l'autre une densité beaucoup plus faible. D'après les expériences relatées dans le chapitre précédent, il est, en réalité, impossible de supprimer complètement l'action de l'électrode diffuse, action qui s'exerce en un point du nerf plus ou moins éloigné du niveau de l'électrode à forte densité.

Si l'on suppose, ce qui est très vraisemblable étant données les circonstances particulières dans lesquelles se produit habituellement l'inversion, que l'excitabilité est fortement diminuée dans la région du pôle différencié, tout en conservant ailleurs une valeur appréciable, il est clair que les deux seuils F et O qui se produisent à cette électrode seront considérablement plus élevés qu'à l'ordinaire et pourront apparaître seulement après F′ et O′ qui correspondent à l'autre pôle physiologique. Si donc, en prenant comme électrode différenciée l'anode, par exemple, on obtient une excitation de fermeture avant celle obtenue en prenant la cathode, si, de même, l'excitation d'ouverture apparaît plus tôt avec la cathode qu'avec l'anode, il faudra se garder, dans un tel cas, de conclure que les deux pôles ont réellement échangé leurs rôles : le positif excitant à la fermeture, le négatif à l'ouverture. De même, en excitation bipolaire du nerf, si la région de l'électrode supérieure est devenue inexcitable, les excitations correspondantes (fermeture du courant ascendant, ouverture du descendant) feront défaut, et

la préparation ne donnera plus que la loi des courants forts.

L'importance des variations de l'excitabilité le long du nerf pour expliquer les inversions de la loi polaire a été pressentie par Chauveau lui-même et développée surtout par Cluzet (1). Mais les explications de cet auteur sont malheureusement obscurcies par la notion que l'excitation peut, à l'état normal, se produire aussi au pôle positif.

C'est donc entre cette notion d'une simple modification locale de l'excitabilité et celle d'une inversion réelle des actions polaires que nous allons tenter de choisir, d'après l'analyse expérimentale de quelques cas d'inversion.

RECHERCHES PERSONNELLES (2)

Inversion par section thermique du nerf.

De certaines expériences relatées dans l'exposé historique, il résulte que l'inversion de la loi d'excitation peut s'obtenir sur le nerf quand l'excitabilité est fortement diminuée ou abolie dans la région de l'électrode centropolaire. On peut ainsi, au lieu des quatre excitations normales, n'en avoir plus que deux : l'une à la fermeture du courant descendant, l'autre à l'ouverture de l'ascendant; à cet état, la préparation donne donc d'emblée la loi des courants forts de Pflüger. Le plus souvent d'ailleurs, les deux excitations correspondant à la fermeture du courant ascendant et à l'ouverture du descendant n'ont pas radicalement disparu, mais leur seuil s'est fortement élevé. C'est par l'analyse d'un cas semblable que je commencerai l'étude expérimentale de l'inversion.

Technique. — Le sciatique d'une grenouille est disséqué sur toute sa longueur, jusqu'au muscle gastrocnémien, isolé du reste de la patte avec la région du genou. Le nerf est séparé des centres par section à sa partie supérieure et son extrémité est mortifiée par la chaleur; à cet effet, et pour limiter le plus nettement possible la région mortifiée de la partie saine, on immerge lentement cette extrémité supérieure dans de

(1) J. Cluzet. — *Archives d'Électricité médicale*, n° 127, 15 juillet 1903.

(2) H. Cardot et H. Laugier. — *Acad. des sciences*, 16 juillet 1912; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, septembre 1912.

l'huile chauffée au-dessus de 60°. En opérant ainsi, et sous certaines conditions qui seront précisées plus loin, mais qui consistent essentiellement à opérer sur des grenouilles d'été et à tuer le nerf sur une longueur telle que la région saine, située entre la section thermique et la masse musculaire, n'excède pas à 1 centimètre, on obtient, en plaçant une des électrodes sur la région mortifiée et l'autre, soit sur la partie saine du nerf, soit à la masse musculaire, uniquement deux excitations, l'une à la fermeture du courant descendant, l'autre à l'ouverture de l'ascendant.

Dans le cas où l'électrode inférieure est à la masse musculaire, et possède par suite une densité beaucoup plus faible que la supérieure, on pourrait concevoir que cette électrode inférieure soit inactive et que l'excitation se produise à l'électrode supérieure, par excitation des fibres nerveuses par leur tranche. On aurait ainsi une électrode différenciée, constituée par la section transversale du nerf à la limite de la partie saine et de la partie lésée. Quand cette électrode est négative, on n'obtient, comme on vient de le voir, que l'excitation d'ouverture; et quand elle est positive, que l'excitation de fermeture. Donc, en admettant que la limite de lésion fonctionne comme électrode différenciée, il faudrait en même temps supposer qu'à ce niveau est réalisée l'inversion des actions polaires. Sans doute cette hypothèse se heurte déjà *a priori* à une objection sérieuse. La théorie de l'excitation électrique de Nernst, qui cadre si bien avec les faits expérimentaux, exige que le courant traverse des membranes hémiperméables au niveau desquelles puisse se produire une polarisation. Il paraît impossible qu'une telle circonstance soit réalisée à la limite de la fibre nerveuse saine et de la partie coagulée par la chaleur. On doit donc plutôt s'attendre à ce que l'effet de l'excitation soit à ce niveau supprimé ou fortement diminué. Nous avons cru néanmoins intéressant de rechercher, avec précision, à quel niveau du nerf s'effectuaient les deux excitations dont il vient d'être question et de déterminer si, sur les préparations donnant d'emblée la loi des courants forts, la localisation polaire des excitations était, ou non, conforme à ce que fait prévoir la loi polaire normale. Au cours

de cette étude, nous avons d'ailleurs été amenés à quelques constatations intéressantes, susceptibles de suggérer des expériences nouvelles.

La méthode qui a servi à localiser les excitations est identiquement la même que celle décrite pour le cas de la préparation normale. Elle consiste toujours à faire agir à l'une ou à l'autre des électrodes un agent modifiant d'une façon connue et réversible l'excitabilité, par exemple une variation de température ou un courant d'anhydride carbonique.

Le procédé utilisé pour obtenir des variations localisées de température est à peu près le même que celui décrit à la p. 17. Le nerf et le muscle sont placés chacun dans une petite chambre creusée dans un bloc de paraffine, et les variations à l'électrode musculaire s'obtiennent par circulation, dans la chambre du muscle, d'une solution physiologique à température réglable ; une électrode instrumentale plonge dans cette solution. Du côté du nerf, la chambre est traversée par un tube de verre aplati, sur lequel repose le sciatique au niveau de la limite visible de la partie mortifiée et de la partie saine ; on s'assure que le segment du nerf qui suit immédiatement cette limite de lésion et repose encore sur le tube de verre aplati est resté excitable. Dans ces conditions, la seconde électrode instrumentale touchant le segment mortifié, l'électrode physiologique correspondante est reportée à la limite de la partie morte et de celle qui est restée excitable, c'est-à-dire dans une région qui repose sur le tube aplati à l'intérieur duquel circule de l'eau à température variable (fig. 26). Si les excitations observées se produisent à cette électrode supérieure, une variation de température à ce niveau devra entraîner une modification des caractéristiques de l'excitabilité.

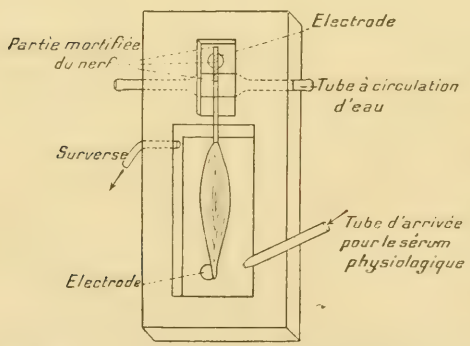


Fig. 26. — Dispositif expérimental utilisé pour les variations locales de température.

Pour l'emploi de l'acide carbonique, l'appareil représenté par la figure 27 a été utilisé. Ce sont encore deux chambres, l'une pour le nerf, l'autre pour le muscle, creusées dans un bloc de paraffine et séparées par une cloison, échancrée pour le passage du nerf. La préparation une fois disposée dans l'appareil, on comble, avec du kaolin imbibé de solution physiologique, l'échancrure de la cloison mitoyenne, et on recouvre les deux chambres d'une plaque de verre lutée sur les bords et sur la cloison par de la pâte de kaolin ; ces chambres sont ainsi complètement séparées l'une de l'autre. A chacune d'elles aboutissent deux tubes de verre servant, l'un à l'entrée du gaz (air ou acide carbonique), l'autre à sa sortie. Deux robinets à trois voies, disposés comme l'indique la figure, permettent d'effectuer la circulation gazeuse à volonté dans l'une ou l'autre des chambres. Les électrodes sont constituées par des fils d'argent chloruré, noyés, comme tous les tubes de verre, dans la paraffine, et pénétrant finalement dans les chambres. Du côté du muscle, un fil d'argent est placé au contact de la région du genou; du côté du nerf, un fil d'argent est placé au contact de l'extrémité mortifiée. Une électrode accessoire est disposée à l'intérieur de la chambre du nerf, au contact de la partie du sciatique qui n'a pas été mortifiée. Un commutateur permet de prendre cette électrode à la place de l'électrode musculaire, ce qui permet de s'assurer, au cours et à la fin de l'expérience, que le nerf est resté excitable peu en dessous de la section thermique.

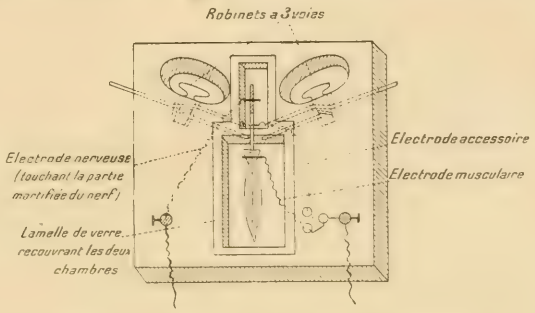


Fig. 27. — Appareil à circulation gazeuse.

Pour localiser une excitation de fermeture, on peut mesurer, avant, pendant et après l'action de l'agent considéré, les deux paramètres de l'excitabilité : rhéobase et chronaxie. S'il s'agit d'une excitation d'ouverture, on étudie seulement les variations du seuil en utilisant de préférence l'acide carbonique

qui provoque des mouvements assez amples de ce seuil.

Dans les mesures de chronaxie, le circuit d'excitation est celui décrit à la p. 15. On sait qu'il comporte une résistance shuntant les électrodes; or, pour vérifier au début de l'expérience que la préparation donne effectivement la loi des courants forts, c'est-à-dire uniquement : excitation d'ouverture en courant descendant, excitation de fermeture en ascendant, il importe de supprimer momentanément ce shunt. Nous verrons en effet plus loin que sa présence favorise énormément l'excitation d'ouverture, du fait qu'il s'ajoute à l'excitation normale d'ouverture, celle qui résulte de la fermeture d'un courant de polarisation ; c'est évidemment en l'absence de cette influence perturbatrice que doit être constatée l'inversion. Par contre, comme cette cause ne peut agir pour l'excitation de fermeture, il est légitime de replacer le shunt pour la suite de l'expérience qui comporte des mesures de chronaxies.

Dans l'observation pure et simple des seuils de fermeture ou d'ouverture, le circuit d'excitation est considérablement simplifié. Les deux électrodes sont reliées aux deux pôles de la source de potentiel, une résistance étant placée en série avec la préparation pour amener les seuils à un niveau convenable au point de vue des voltages et rendre moins importantes les variations de résistance de la préparation. Un interrupteur à mercure est placé sur le conducteur métallique qui relie l'une des électrodes au pôle correspondant de la source. La détermination du seuil d'ouverture est toujours faite avec les précautions décrites antérieurement (p. 38).

Résultats : A. — *Localisation de l'excitation de fermeture.*

Expérience du 23 avril 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* après inversion complète, c'est-à-dire suppression de deux secousses sur quatre : avec l'électrode nerveuse comme anode, il n'apparaît que l'excitation de fermeture ; avec cette électrode comme cathode, que l'excitation d'ouverture. Variation de température localisée à l'électrode nerveuse prise comme anode ; à la cathode musculaire, la température reste constante. Les déterminations successives sont faites environ de quatre en quatre minutes.

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
13°	0,63	7-8
22°	0,58	7-8
22°	0,56	7
13°	0,57	6-7

Expérience du 24 avril 1912. — Mêmes conditions.

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
13°	0,63	8-9
13°	0,66	7-8
13°	0,67	7-8
22°	0,68	7-8
22°	0,66	7-8
22°	0,65	7-8
13°	0,65	7-8

Expérience du 26 avril 1912. — Mêmes conditions, sauf que cette fois, la température de l'électrode nerveuse reste constante, à 14°, et que celle du muscle est variable.

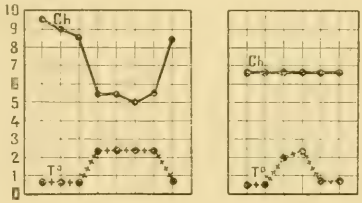
TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
13°	0,47	7-8
13°	0,45	7-8
21°	0,45	5-6
21°	0,42	5-6
13°	0,38	7-8
13°	0,36	7-8
21°	0,27	5-6
21°	0,23	6-7
13°	0,19	8-9
13°	0,18	8-9
21°	0,14	6-7
21°	0,14	6-7
13°	0,16	9

Expérience du 28 avril 1912. — Conditions de l'expérience précédente.

TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
15°	0,57	7-8
15°	0,52	7-8
23°	0,44	6-7
23°	0,42	6-7
23°	0,38	6-7
16°	0,35	8-9
15°	0,35	8-9
15°	0,37	8-9
21°,5	0,36	7-8
23°	0,36	6-7
23°	0,34	6-7
15°,5	0,29	8-9
15°	0,29	8-9

Expérience du 2 mai 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta.*

1° La température à l'électrode nerveuse reste constante, à 13°; celle de l'électrode musculaire varie (fig. 28, *a*).



a *b*

Fig. 28. — *a*, variation de température à l'électrode musculaire. — *b*, variation de température à l'électrode nerveuse.
(En abscisses, les temps; en ordonnées, valeurs des chronaxies et des températures).

TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
8°	1,60	9-10
8°	1.72	9
8°	1.78	8-9
23°	1.92	5-6
23°	1.83	5-6
23°	1.74	5
23°	1,74	5-6
8°	1.80	8-9

2° La température reste constante au muscle, à 15°,5; elle varie à l'électrode nerveuse (fig. 28, *b*).

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
4°	1,95	6-7
4°	1,92	6-7
20°	**1,77**	**6-7**
21°,5	**1,68**	**6-7**
7°,5	1,68	6-7
7°	1,68	6-7

Expérience du 4 mai 1912. — Mêmes conditions.

1° La température à l'électrode nerveuse reste à 13°; elle est variable au muscle (fig. 29, *a*).

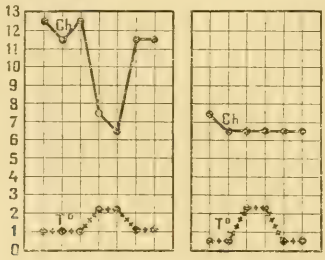
TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
10°,5	1,74	12-13
10°,5	1,76	11-12
10°,5	1,68	12-13
21°	**1,66**	**7-8**
21°	**1,74**	**6-7**
10°,5	2,22	11-12
10°,5	2,37	11-12

2° La température reste à 22°,5 au muscle; elle varie à l'électrode nerveuse (fig. 29, *b*).

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
5°,5	2,25	7-8
5°,5	2,19	6-7
22°	**2,13**	**6-7**
22°	**2,13**	**6-7**
5°	2,28	6-7
5°	2,37	6-7

De cette série d'expériences se dégage la constatation suivante : la chronaxie est modifiée par une variation de température localisée à l'électrode musculaire, qui est négative dans les expériences ; elle reste absolument indépendante d'une variation de température au niveau de l'électrode nerveuse posi-

tive. Par conséquent, *l'excitation de fermeture se produit à la*



a *b*

Fig. 29. — *a*, variation de température à l'électrode musculaire. — *b*, variation de température à l'électrode nerveuse.

cathode diffuse, et non à la limite de la partie lésée et de la partie saine.

B. — *Localisation de l'excitation d'ouverture.*

Les expériences sont faites sur la même préparation inversée par section thermique, l'électrode supérieure étant placée sur la région mortifiée; on opère en courant ascendant, avec le circuit d'excitation qui a été décrit plus haut (p. 38). La résistance est de 60 000 ω, plus celle de la préparation. On observe les déplacements des seuils sous l'influence du gaz carbonique, la préparation étant placée, comme il a été dit, dans l'appareil à circulation gazeuse (fig. 27).

Expérience du 29 mai 1912. — (Fig. 30, A). Sciatique et gastrocné-

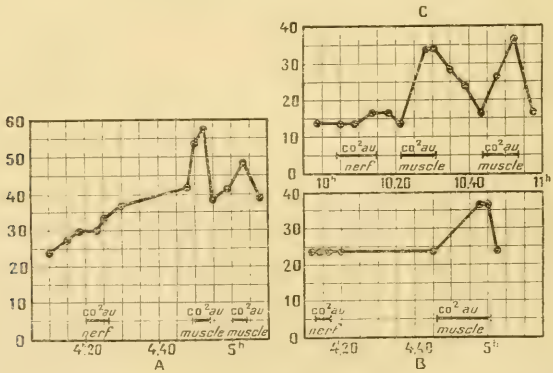


Fig. 30, — Variations du seuil d'ouverture par action localisée de CO^2.
(En abscisses, les temps; en ordonnées, les hauteurs de seuils en centièmes de volts).

mien de *Rana esculenta*. L'électrode inférieure est placée, dans la chambre du muscle au contact direct du nerf, un peu au-dessus de son entrée dans le muscle.

1° L'action du gaz carbonique est localisée à l'électrode supérieure ; le début de cette action est marqué dans la colonne des heures par le symbole CO^2 ; le mot *Air* indique que le courant d'anhydride carbonique est remplacé par un courant d'air.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4,10	2,4
4,15	2,7
4,19	3,0
4,20 CO^2.	
4,23	3.0
4,25	3.3
4,26 Air	
4,30	3,6

2° L'action du gaz carbonique est localisée à l'électrode inférieure et au muscle.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4,48	4,2
4,49 CO^2.	
4,50	5,4
4,52	5,7
4,53 Air	
4,55	3,9
4,59	4,2
5,0 CO^2.	
5,2	4.8
5,3 Air.	
5,8	3,9

A la fin de l'expérience, on vérifie que le nerf est encore excitable au voisinage de la lésion.

Expérience du 13 juin 1912. — (Fig. 30, B). Mêmes conditions, à part que l'électrode inférieure est à la masse musculaire, en contact avec la région du genou, au lieu d'être posée directement sur le nerf. On opère donc dans les conditions de l'excitation dite unipolaire.

1° CO^2 n'agit qu'à l'électrode nerveuse.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4,12	2,4
4,13 CO^2.	
4,14	2,4
4,16	2,4
4,17 Air.	
4,20	2,4

2° CO^2 n'agit qu'à l'électrode musculaire.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4,45	2,4
4,46 CO^2.	
4,58	3,6
5,0	3,6
5,1 Air.	
5,3	2,4

Expérience du 15 juin 1912. — (Fig. 30, C). Mêmes conditions que dans la précédente.

1° CO^2 n'agit qu'à l'électrode nerveuse.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
9,59	1,4
10,4 CO^2.	
10,5	1,4
10,9	1,4
10,14	1,6
10,15 Air.	
10,18	1,6

2° CO^2 n'agit qu'à l'électrode musculaire.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
10,21	1,4
10,22 CO^2.	
10,28	**3,4**
10,30	**3,4**
10,31 Air.	
10,35	2,8
10,39	2,4
10,43	1,6
10,44 CO^2.	
10,47	**2,6**
10,52	**3,6**
10,53 Air.	
10,57	1,6

L'élévation du seuil d'ouverture se produit donc seulement quand l'acide carbonique agit au niveau de l'électrode musculaire, c'est-à-dire de l'anode. *L'excitation d'ouverture se produit donc à l'anode diffuse et non à la limite de la partie mortifiée et et de la partie saine du nerf.*

Cette double série d'expériences amène donc à la conclusion suivante : *L'inversion qui se manifeste du fait d'une section thermique du nerf, et certainement aussi du fait des sections mécaniques ou chimiques, ne relève pas d'une inversion réelle des actions polaires, car les excitations continuent à se produire, conformément à la loi de Pflüger, pour la fermeture à l'électrode négative, pour l'ouverture à la positive. La disparition de deux excitations sur quatre, dans les conditions étudiées, correspond au fait que l'excitabilité est abolie ou fortement diminuée au niveau de la section thermique et que, par suite, l'électrode posée sur la partie mortifiée devient inefficace.*

Il a été démontré, par ailleurs, qu'il était impossible de réaliser sur des préparations normales l'excitation réellement monopolaire, même en augmentant au maximum la densité du courant à l'une des électrodes et en la diminuant à l'autre. En revanche, *on trouve ici le moyen d'étudier exclusivement l'action d'un des pôles : il suffit que l'excitation parvienne au nerf par une section transversale artificielle.* Dans ce cas, seule l'élec-

trode placée sur la région saine du tronc nerveux est active; l'excitation de fermeture s'y produit quand elle est négative, celle d'ouverture quand elle est positive. Je reviendrai plus loin sur l'importance pratique qu'il y a à pouvoir isoler aussi complètement l'action d'un des pôles et obtenir une excitation strictement monopolaire. Pour l'instant, je vais préciser les circonstances dans lesquelles peut se réaliser cette condition et tenter d'en analyser le mécanisme.

C. — *Circonstances qui modifient le phénomène d'inversion par section thermique.*

1° Distance des électrodes. — Les expériences précédentes sont toutes faites sur des préparations donnant le phénomène dans toute son ampleur, c'est-à-dire que, quelles que soient les intensités utilisées, l'excitation à la fermeture du courant ascendant, et celle à l'ouverture du descendant font toujours complètement défaut. Mais il n'en est pas toujours ainsi. En particulier, il y a une condition qui apparaît d'une façon tout à fait nette au point de vue de la disparition radicale des deux excitations en question : elle est relative à la longueur du segment nerveux sain qui s'étend de la limite de lésion à l'électrode myopolaire. En opérant sur des grenouilles d'été, l'obtention de deux excitations seulement sur quatre réussit à peu près toujours si cette longueur n'excède pas un centimètre. Si l'on opère avec le dispositif dit monopolaire, comme dans la plupart des expériences précédentes, il suffit donc de mortifier le nerf assez près de la masse musculaire. En excitation bipolaire, il est facile de constater, l'électrode supérieure restant invariablement posée sur l'extrémité mortifiée qu'en plaçant l'électrode inférieure assez loin de la limite de lésion, les quatre excitations peuvent se manifester, mais dans l'ordre anormal suivant :

F', fermeture	en courant		descendant
F,	—	—	ascendant
O', ouverture		—	ascendant
O.	—	—	descendant

Cette simple constatation montre que, dans ce cas, l'effet de l'excitation au niveau de la section thermique n'est pas entièrement aboli, comme il semblait l'être sur les préparations utilisées dans les expériences de localisation; toutefois, les excita-

tions qui se produisent à ce niveau sont considérablement diminuées et les seuils correspondants (F et O) fortement élevés par rapport aux deux autres (F′ et O′) qui se produisent, nous l'avons montré, à l'électrode inférieure, et qui sont d'ailleurs souvent un peu plus bas que sur la préparation normale.

Étudions, dans ces conditions, en opérant avec des intensités croissantes, les trois stades de la loi de Pflüger, en nous plaçant en courant ascendant, qui, normalement, donne d'abord une excitation à la fermeture et un peu plus haut, une excitation à l'ouverture. On constate que la première excitation apparaît beaucoup plus tardivement que sur la préparation normale et disparaît plus tôt pour les intensités croissantes; elle s'étend donc sur une échelle d'intensités beaucoup plus étroite qu'à l'ordinaire. Admettons que la disparition de cette excitation de fermeture, née à l'électrode supérieure, soit due, comme l'a pensé Pflüger et comme cela reste vraisemblable, à un blocage au niveau de l'électrode inférieure où se produit l'anélectrotonus. Les phénomènes qui viennent d'être observés se résument alors dans les deux faits suivants :

a. Diminution de l'effet de l'excitation à la cathode, lorsque cette excitation se produit au niveau d'une section transversale des fibres nerveuses;

b. Augmentation de l'excitabilité et des modification anélectrotoniques à l'électrode inférieure, relativement à ce qui se passe sur le nerf normal.

Ceci posé, rapprochons l'électrode inférieure de la limite de lésion. On note une légère ascension du seuil de fermeture en courant ascendant, qui peut tenir au fait connu que les modifications électrotoniques et l'excitation deviennent moins intenses quand la longueur du segment interpolaire diminue. Cette dernière cause doit agir dans le même sens pour élever le seuil d'ouverture (en courant ascendant) et pourtant on constate qu'en général il s'abaisse légèrement. En même temps, la loi des courants forts est atteinte pour des intensités plus faibles que précédemment, c'est-à-dire que l'excitation de fermeture n'existe que dans une zone d'intensités de plus en plus étroite. On arrive ainsi à la notion fondamentale suivante : à mesure que l'électrode inférieure se rapproche de la limite de

lésion, elle rencontre des régions de plus en plus hyperexcitables. Ce fait se relie à un autre bien connu, dont il a déjà été question dans cet exposé, à savoir : l'apparition prématurée de la secousse d'ouverture quand l'anode est au voisinage d'une lésion. En même temps que le seuil d'ouverture s'abaisse, il est très légitime d'admettre que l'anélectrotonus devient plus intense. Il est en effet très vraisemblable de supposer que le processus d'excitation et les manifestations électrotoniques varient dans le même sens, augmentent ou diminuent en même temps. Par conséquent, le blocage au niveau de l'anode de l'excitation de fermeture née à l'électrode supérieure, doit se produire de plus en plus tôt. En résumé, la zone des intensités pour laquelle l'excitation de fermeture se manifeste devient de plus en plus étroite à mesure que l'anode est placée sur des régions de plus en plus hyperexcitables, c'est-à-dire graduellement rapprochée de la lésion. Il apparaît donc clairement que *le seuil de fermeture en courant ascendant ne disparaît pas dans les conditions étudiées par une diminution de l'excitabilité à la limite de lésion, diminution qui irait jusqu'à l'inexcitabilité complète à ce niveau ; il est démontré, au contraire, que cette limite conserve une excitabilité, faible naturellement, mais capable de se manifester par la production d'une secousse de fermeture dans certaines conditions, et qu'en réalité la disparition totale de cette excitation est conditionnée par un blocage au niveau de l'électrode inférieure anodique.* Il est donc très exact de dire que des préparations telles que celle qui vient d'être étudiée donnent d'emblée la loi des courants forts.

Des considérations analogues aux précédentes se trouvent développées en divers points du mémoire de Charbonnel-Salle (1). On a vu qu'elles comportent la supposition que l'électrode inférieure rencontre, en se rapprochant de la lésion, des régions de plus en plus excitables. Or les modifications de l'excitabilité à partir d'une lésion ont été depuis longtemps étudiées, et, en particulier, l'auteur qui vient d'être cité les résume de la façon suivante : « Après une section, l'irritabilité, augmentée d'une façon absolue et immédiate dans toute

(1) L. Charbonnel-Salle. — *Biblioth. École Hautes-Études, sect. des sc. nat.*, XXIV. — Voy. aussi W. Biedermann, *Elektrophysiologie*, 1895, p. 575.

l'étendue du nerf moteur, se répartit suivant une pente régulière, inclinée de la section vers le muscle. Puis, au cours du dépérissement, la perte de l'excitabilité, progressant de la section vers le muscle, est précédée en chaque point d'une exagération temporaire. » Nos expériences sont faites dans le stade où cette perte de l'excitabilité à partir de la section n'a pas encore atteint l'électrode inférieure qui est donc en contact avec les zones hyperexcitables.

A titre d'exemple, voici une expérience montrant l'existence de l'excitation de fermeture en courant ascendant, dans une étroite zone d'intensité.

Expérience du 4 juin 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*; l'extrémité mortifiée du nerf repose sur l'électrode négative; l'autre électrode est au contact de la masse musculaire; environ 1 centimètre de nerf sain sépare la limite de la lésion de l'entrée du sciatique dans le muscle. Circuit d'excitation identique à celui décrit à la p. 38; résistance : 60000 ω, plus celle de la préparation.

A $4^h,3$, la secousse de fermeture apparaît à $3^v,6$ et disparaît à $4^v,5$; seuil d'ouverture à $1^v,8$.

A $4^h,11$, la secousse de fermeture apparaît à $5^v,1$ et disparaît à $5^v,4$; seuil d'ouverture à $1^v,8$.

Parfois, d'ailleurs, la zone dans laquelle se trouve l'excitation de fermeture est tout entière au-dessous de l'intensité qui donne le seuil d'ouverture. Il y a donc alors, en prenant des intensités croissantes, une première zone d'intensité où les excitations sont inefficaces ; une deuxième, dans laquelle le muscle se contracte à chaque fermeture, une troisième où les excitations sont à nouveau inefficaces, une quatrième enfin, où le muscle se contracte à chaque ouverture. *On peut donc observer, en opérant avec des passages longs de courant et des intensités croissantes, une lacune dans l'excitation.*

Une étude symétrique de la précédente n'a pas été faite pour le sens inverse du courant. Dans ce cas du courant descendant, c'est la disparition de l'excitation d'ouverture O qu'il s'agit d'expliquer. Il est tout à fait probable que l'explication serait ramenée essentiellement à l'hypothèse précédente. Cette excitation d'ouverture se produit au niveau de la limite de la lésion, et son effet est considérablement diminué. D'autre part,

à l'électrode inférieure, qui est ici la cathode, règne l'hyperexcitabilité qui, nous l'avons admis, doit favoriser le développement de l'électrotonus physiologique. Donc, d'une part, excitation d'ouverture affaiblie; d'autre part, à la cathode, anélectrotonus de rupture plus intense qu'à l'ordinaire; ces deux conditions rendent complètement vraisemblable l'idée d'un blocage de l'excitation au niveau de la cathode.

2° *Influence du vieillissement.* — Poursuivons l'étude de l'inversion dans le sens ascendant du courant. En laissant les deux électrodes fixes, on constate, lorsque l'excitation de fermeture n'a pas, d'emblée, été supprimée, qu'elle disparaît fréquemment au bout d'un certain temps, ou, tout au moins, ne se manifeste plus qu'entre des limites d'intensité de plus en plus rapprochées.

Expérience du 4 juin 1912. — Les conditions de l'expérience ont été décrites à la page précédente.

HEURES.	SECOUSSE DE FERMETURE		SECOUSSE D'OUVERTURE
	apparaît à	disparaît à	apparaît à
	(volts).	(volts).	(volts).
4,3	3,6	5	1,8
4,5	4,5	8	1,8
4,9	5,1	4	1,8
4,11	5,1	5,4	1,8
4,13	absente	absente	1,5

Expérience du 3 juin 1912. — Mêmes conditions.

HEURES.	SECOUSSE DE FERMETURE		SECOUSSE D'OUVERTURE
	apparaît à	disparaît à	apparaît à
	(volts).	(volts).	(volts).
4,45	1,5	8,0	2,5
5,0	1,0	5,5	2,5
5,5	1,0	5,0	2,0
5,12	1,0	3,5	2,0
5,18	1,0	3,0	2,0
5,25	1,5	3,0	2,0
5,28	2,0	3,0	2,0
5,30	absente	absente	2,0

Cette disparition graduelle s'explique facilement par les modifications connues qui se propagent à partir des lésions : l'excitabilité diminue encore, avec le temps, au niveau de la lésion, tandis que l'hyperexcitabilité se propage dans la direction du muscle, c'est-à-dire de l'électrode inférieure. Ceci va donc dans le sens d'un blocage de plus en plus rapide de l'excitation de fermeture.

La disparition de l'efficacité de la fermeture du courant ascendant au cours du dépérissemenl du nerf, observée par Rosenthal et von Bezold (1) est manifestement un phénomène identique a celui qui vient d'être relaté.

3° *Influence de la saison.* — La disparition totale des deux seuils (fermeture en courant ascendant, ouverture en descendant) dépend grandement de la saison, et les phénomènes précédents n'apparaissent avec ampleur que sur la grenouille d'été. En hiver, au contraire, on obtient simplement une inversion dans l'ordre d'apparition des quatre secousses qui devient :

$$F' < F < O' < O$$

ou

$$F' < O' < F < O.$$

Même en rapprochant autant que possible la lésion de l'électrode musculaire, il est rare d'obtenir la disparition complète de F et de O. La constatation n'est pas nouvelle, et Cluzet (2), en particulier, a signalé que pendant l'hiver, la section du sciatique, chez la grenouille verte, ne détermine pas l'inversion à l'excitation à travers la peau, comme cela a lieu pendant l'été. Dans l'expérience de Heidenhain (3), qui consiste à réaliser la disparition de deux secousses sur quatre par section du nerf entre les électrodes et à resserrer les deux extrémités pour rétablir la continuité électrolytique, on constate que l'expérience réussit mieux avec des animaux à sang chaud qu'avec des animaux à sang froid ; du moins, dans le premier cas, la section, au niveau de laquelle va se trouver reportée l'électrode physiologique supérieure, peut-elle être faite à une distance

(1) Rosenthal et Von Bezold. — *Archiv für Anat. und Physiol.*
(2) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 31 janvier 1903.
(3) R. Heidenhain. — *Studien aus den physiol. Inst. zu Breslau*, I, p. 4.

plus grande de l'électrode inférieure, que dans le second. Par conséquent, il semble s'indiquer que la zone d'hyperexcitabilité consécutive à la lésion s'étend plus loin quand le tissu est à température élevée que lorsqu'il est à température basse.

Des expériences récentes de Dittler (1), faites alternativement sur des grenouilles d'hiver et sur des grenouilles conservées quelque temps à haute température, montrent aussi des différences significatives à cet égard. Le nerf est disposé pour l'excitation bipolaire et sectionné à environ 3 millimètres au-dessus de l'électrode supérieure. C'est là un cas tout différent de celui de nos expériences, puisque l'électrode supérieure n'est plus constituée par la section transversale, mais se trouve au-dessous de celle-ci, par conséquent dans une région qui doit être hyperexcitable par rapport au reste du nerf. Il faut donc ici s'attendre à un abaissement des seuils de fermeture du courant ascendant, et d'ouverture du descendant par rapport aux seuils des deux autres excitations qui se produisent à l'électrode inférieure. De fait, on constate effectivement sur la grenouille d'hiver, que le courant descendant excite à l'ouverture bien avant d'exciter à la fermeture, mais l'expérience ne réussit pas sur la grenouille réchauffée. Donc le phénomène observé par Dittler comporte une condition exactement inverse de celle qui préside à celui que nous avons étudié : il faut que la région supérieure soit hyperexcitable par rapport à l'inférieure, et l'expérience réussit seulement sur la grenouille d'hiver ; dans nos expériences, au contraire, il faut que la région inférieure soit hyperexcitable par rapport à la supérieure, et l'expérience réussit seulement sur la grenouille d'été. Tout ceci s'éclaire parfaitement si l'on se reporte aux modifications de l'excitabilité à la suite de lésions : à basse température, la zone d'hyperexcitabilité déterminée par la section, thermique ou mécanique, reste strictement limitée au voisinage de la lésion et persiste longtemps ; à température élevée, l'hyperexcitabilité se propage presque immédiatement aux régions inférieures et fait place très tôt à une diminution de l'excitabilité au voisinage immédiat de la section. Dans le premier cas, on obtient donc une hyperexcitabilité relative de l'électrode

(1) R. Dittler. — *Pflüger's Archiv*, CXXVI, 1909, p. 590.

supérieure ; dans le second cas, une hyperexcitabilité relative de l'inférieure.

Il n'est pas sans intérêt de noter que des grenouilles d'hiver, conservées pendant quelques heures seulement dans une salle à température élevée et équilibrées au point de vue thermique avec le milieu ambiant, restent impropres à l'inversion. Il semble donc qu'il faille que l'animal soit placé pendant un temps relativement long à température élevée pour que les modifications de l'excitabilité consécutives à une lésion présentent un propagation rapide. Ce fait pourrait donc indiquer que la température n'exerce pas une action directe sur ces phénomènes, mais intervient secondairement en déterminant des modifications chimiques de la fibre nerveuse.

4° *Influence de la durée des excitations.* — L'étude de ce facteur peut être faite sur des préparations pour lesquelles on vient d'assister à la disparition de l'excitation à la fermeture du courant ascendant, en fonction du vieillissement, selon le mécanisme décrit. Jusqu'ici, tout passage de courant était fait à la main, et avait, par suite, une durée très considérable. Supposons atteint le stade où l'excitation ne se produit plus qu'à l'ouverture du courant ascendant pour ces passages de longue durée, et déterminons le seuil d'ouverture. On constate alors qu'en employant une intensité notablement inférieure à celle qui correspond à ce seuil, on n'a pour les passages longs aucune excitation, mais qu'en raccourcissant la durée du passage et en laissant l'intensité constante, une excitation se manifeste à nouveau en dessous d'une certaine durée. Comme il s'agit d'excitations très brèves, on n'a pas immédiatement la preuve qu'il s'agit d'une excitation de fermeture plutôt que d'une excitation d'ouverture; mais la chose est certaine, puisque l'intensité utilisée est inférieure à celle qui donne le seuil d'ouverture pour les durées longues et que nous montrerons, dans le dernier chapitre de ce travail, qu'il faut, pour obtenir le seuil d'ouverture, augmenter l'intensité à mesure que la durée du passage diminue. C'est donc certainement une réapparition de la secousse de fermeture à laquelle nous assistons. J'ai signalé plus haut qu'il existait souvent, pour les excitations longues et d'intensités croissantes, une lacune entre la

zone où existe la secousse de fermeture et celle où apparaît l'excitation d'ouverture. *Voici donc une lacune dans la série des excitations d'intensité constante, mais de durées croissantes* : dans une première zone, qui correspond à des temps extrêmement courts, toute excitation est inefficace; dans une deuxième, correspondant à des temps un peu plus longs, il y a excitation à la fermeture du courant ; dans une troisième, aucune excitation ; dans une quatrième enfin, l'excitation d'ouverture apparaît (1).

Nous avons admis, pour les passages longs du courant, que l'excitation de fermeture était bloquée au niveau de l'électrode inférieure. Cette excitation se manifeste de nouveau pour les temps courts ; il est donc légitime d'en conclure que les modifications anélectrotoniques au niveau de l'électrode inférieure ne se développent pas, dans ce cas, assez rapidement pour provoquer le blocage et que l'excitation peut ainsi parvenir jusqu'au muscle. Il convient d'illustrer par quelques chiffres expérimentaux les constatations précédentes. Les déterminations devant être faites sur des préparations pour lesquelles l'excitation de fermeture pour les temps longs vient de disparaître, c'est dire que l'excitabilité est très variable et les résultats, par suite, peu réguliers.

Expérience du 5 mai 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* ; l'extrémité supérieure du nerf est mortifiée par la chaleur.

Les électrodes sont disposées comme il est dit dans les expériences précédentes, la cathode sur la partie mortifiée, l'anode au muscle. Les excitations sont des ondes rectangulaires dont la durée est réglée par l'emploi d'un pendule de Keith Lucas. Je renvoie le lecteur au chap. V et à la fig. 43 pour les détails du circuit d'excitation. Les déterminations sont faites de la façon suivante : avec une intensité constante, on fait des passages de durées croissantes, de 0″,0007 à 0″,1 ; on détermine les durées correspondant à l'apparition de l'excitation de fermeture, à sa disparition, et à l'apparition de la secousse d'ouverture ; on fait ensuite une seconde détermination avec intensité plus forte ; puis une troisième en augmentant encore l'intensité, et ainsi de suite. La résistance étant constante, il suffit d'opérer à voltage constant pour chaque détermination.

(1) Ces constatations et l'étude des phénomènes qui règlent l'inversion par section thermique du nerf, faites en collaboration avec H. Laugier, n'ont pas été publiées jusqu'à ce jour.

VOLTAGE.	SECOUSSE DE FERMETURE		SECOUSSE D'OUVERTURE
	apparaît à	disparaît à	apparaît à
volts			
0,2	absente	absente	absente
0,3	0",0029	0",0219	—
0,4	0",0018	0",100	—
0,5	< 0",0007	0",0057	—
0,6	< 0",0007	0",0057	0",072
0,8	< 0",0007	0",0018	0",061
1,0	< 0",0007	0",0014	0",028
1,3	< 0",0007	0",0014	0",017
1,6	0",0010	0",0018	0",009
1,9	0",0018	0",0032	0",004

En se reportant au graphique (fig. 31) qui résume les chiffres

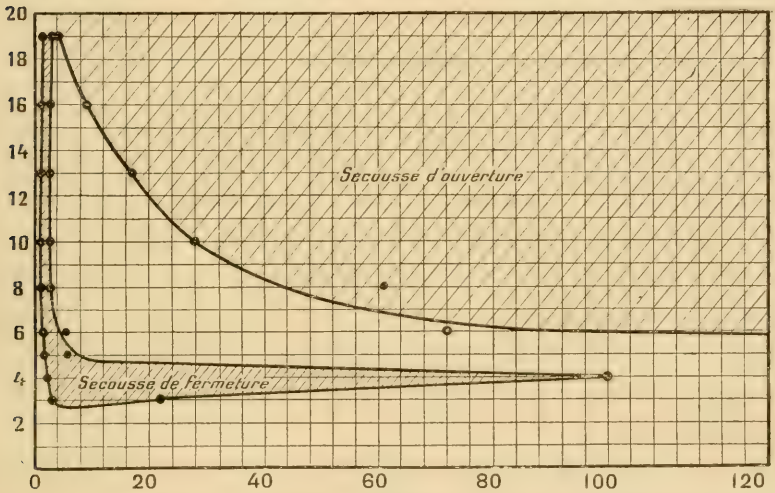


Fig. 31. — Inversion par section thermique du nerf : excitation par ondes rectangulaires.

(En abscisses, les temps en millièmes de secondes ; en ordonnées, les voltages en dixièmes de volts).

précédents, on constate immédiatement les deux faits énoncés plus haut : *a*. en opérant à durée constante (par exemple à 0",010) avec des intensités croissantes, on trouve une lacune dans la série des excitations ; *b*. il en est de même si l'on opère à intensité constante (par exemple avec 1^{v}) avec des durées croissantes.

Il est à peu près certain que si ces déterminations pouvaient être faites assez rapidement pour annihiler l'effet des fortes

variations de l'excitabilité, la courbe relative à l'apparition de la secousse d'ouverture serait celle dont nous préciserons la forme dans le chapitre V. En revanche, la courbe relative à l'apparition du seuil de fermeture est complexe : elle présente un minimum et se relève pour les temps longs, ainsi que nous nous en sommes assurés par de nombreuses déterminations. Pour le moment, il est également impossible de donner la forme exacte de la courbe représentant la disparition de l'excitation de fermeture, c'est-à-dire sans doute le blocage. Elle doit être la traduction de modifications anélectrotoniques qui nous restent mal connues ; de nouvelles expériences pourront seules permettre de préciser ces points particuliers.

Il n'est pas sans intérêt de rapprocher le cas précédent de quelques faits déjà signalés. En particulier, Charbonnel-Salle (1) a constaté, en utilisant les décharges de condensateur, une anomalie du courant ascendant pour les intensités croissantes, lorsque la capacité était égale à 1 microfarad : il a vu d'abord apparaître une contraction croissant jusqu'à un maximum, puis décroissant et disparaissant; ensuite vient une zone d'intensité dans laquelle toute excitation est inefficace; enfin des secousses reparaissent, avec un temps perdu considérable, très différent de celui des premières secousses. Ce phénomène, identique d'ailleurs au phénomène de lacune décrit par Fick (2), s'explique aisément en admettant avec Wundt et Rosenthal (3), qu'une décharge de condensateur peut, dans certains cas, se comporter comme une onde rectangulaire brève, c'est-à-dire produire, outre l'excitation de fermeture, une excitation d'ouverture. Charbonnel-Salle ne croit pas qu'une décharge de condensateur puisse agir ainsi; il n'y a pourtant, à vrai dire, aucune impossibilité à l'admettre et, étant donnée l'identité apparente du cas qu'il décrit et de celui de notre expérience où l'analyse démontre qu'il s'agit incontestablement de la succession d'une excitation d'ouverture à une excitation de fermeture,

(1) L. Charbonnel-Salle. — *Biblioth. École Hautes-Études, sect. des sc. nat.*, XXIV.

(2) Fick. — *Untersuchungen über electrische Nervenreizung*, Braunschweig, 1864.

(3) Cités d'après Charbonnel-Salle. — *Loc. cit.*

je n'hésite guère à rattacher le phénomène qui vient d'être décrit à la lacune de Fick. Mais c'est là tout un chapitre nouveau de recherches qui s'ouvre à nous et qui n'a pas encore été abordé.

Résumé. — Il est donc démontré que *l'inversion produite quand le courant aborde les fibres nerveuses ou en sort par une section transversale, relève d'une simple différence d'excitabilité entre les deux électrodes physiologiques.* Cette différence doit être expliquée, d'une part par la *diminution de l'efficacité des excitations se produisant au niveau d'une section transversale du nerf*, et d'autre part par le fait bien connu de la *propagation d'une zone hyperexcitable de la lésion vers le muscle. Cette hyperexcitabilité ne s'étend que progressivement aux parties inférieures, et sa vitesse de propagation est très faible ou nulle à basse température.* Il en résulte que l'inversion peut se manifester seulement un certain temps après que la lésion a été faite et qu'elle fait souvent défaut sur les grenouilles d'hiver, puisque dans ce cas l'hyperexcitabilité n'atteint pas l'électrode inférieure. Au contraire, sur la grenouille d'été, *la différence d'excitabilité aux deux électrodes (excitabilité diminuée à la supérieure, hyperexcitabité à l'inférieure) peut être suffisante pour que les deux excitations nées à l'électrode supérieure soient bloquées au niveau de l'inférieure.* Il a été montré, de plus, que *ce blocage peut cesser de se produire pour les courants très courts.*

Inversion par action localisée de l'anhydride carbonique.

En employant des agents modifiant l'excitabilité d'une façon réversible, j'ai pensé à réaliser des inversions momentanées de la formule normale d'excitation. De tout ce qui précède, il résulte en effet que si l'excitabilité est modifiée, par exemple diminuée à l'une des électrodes, les deux seuils correspondants vont s'élever, alors que les excitations qui se produisent à l'autre électrode conserveront leur seuil primitif. Si les modifications produites sont réversibles et disparaissent après que l'agent utilisé a cessé d'agir, l'ordre initial d'apparition des secousses sera rétabli.

Les expériences qui suivent ont été faites en employant l'ac-

tion de l'anhydride carbonique, localisée à l'une des électrodes.

Technique. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*, excité à l'aide d'une électrode différenciée sur le nerf et d'une électrode diffuse à la masse musculaire. Les électrodes sont shuntées par une faible résistance, environ 50 ω, et l'interrupteur est entre le shunt et la source de potentiel. Cette circonstance explique que l'ordre initial d'apparition des secousses soit $F<O<F'<O'$ ou même $F<O<O'<F'$, puisqu'il peut se produire, à l'ouverture du circuit, au travers du shunt, une fermeture d'un courant de polarisation, qui abaisse considérablement les deux seuils d'ouverture.

L'action de l'anhydride carbonique est localisée à l'électrode nerveuse. Dans les tableaux expérimentaux, le début de cette action est indiqué par le symbole CO^2, dans la colonne des heures ; le mot *Air* indique le moment où la circulation de CO^2 est remplacée par un courant d'air.

Expérience du 17 février 1911 (fig. 32). — Elle est faite sur le

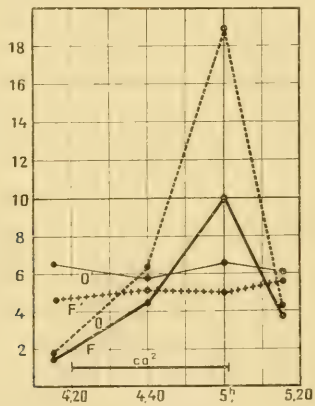


Fig. 32. — Inversion par action localisée de l'acide carbonique.
(En abscisses, les temps ; en ordonnées, les voltages rhéobasiques).
{ F et O', seuils de fermeture et d'ouverture avec la cathode différenciée.
{ F' et O, seuils de fermeture et d'ouverture avec l'anode différenciée.

sciatique et le gastrocnémien de *Rana esculenta* dans les conditions que je viens de décrire.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).
4,15	0,46	0,18	0,14	0,66
4,20 CO^2.				
4,40	**0,52**	**0,64**	**0,46**	**0,58**
5.0	**0,50**	**1,90**	**1,00**	**0,66**
5,1 Air.				
5,15	0,56	0,42	0,38	0,60

Expérience du 8 février 1911. — Rana esculenta; mêmes conditions.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).
3,5	0,22	0,06	0,04	0,24
3,10 CO^2.				
3,35	**0,18**	**0,24**	**0,28**	**0,22**
3,36 Air.				
3,45	0,18	0,16	0,14	0,18

Expérience du 9 février 1911. — Rana esculenta; mêmes conditions.

HEURES	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).
3,0	0,12	0,06	0,04	0,08
3,1 CO^2.				
3,3	**0,08**	**0,14**	**0,12**	**0,08**
3,5	**0,08**	**0,14**	absente jusq. 4 v.	**0,08**
3,7	**0,12**	**0,16**	»	**0,08**
3,8 Air.				
3,10	0,12	0,08	0,04	0,08

Pendant l'action de l'acide carbonique, la succession des secousses, qui était initialement dans les deux premières expé-

riences : $F < O < F' < O'$, est devenue soit $F' < O' < F < O$, soit $F' < O' < O < F$; dans la troisième, on est passé de $F < O < O' < F'$ à $F' < O' < O < F$.

Naturellement, si l'on fait agir au contraire l'anhydride carbonique à l'électrode diffuse, ce sont, cette fois, les deux seuils F' et O' qui s'élèvent et la succession reste inaltérée, si elle était primitivement $F < O < F' < O'$; en revanche, si les seuils apparaissaient initialement dans l'ordre $F < F' < O < O'$, on note seulement, pendant l'action du gaz, que F' apparaît après O.

Enfin, si l'anhydride carbonique agit sur l'ensemble de la préparation neuro-musculaire, des expériences du chapitre Ier (p. 29) montrent que les quatre seuils s'élèvent en même temps. Toutefois, la région de l'électrode diffuse, protégée par la masse musculaire, subit à un moindre degré l'influence en question ; les deux seuils F' et O' se déplacent relativement moins vite que F et O qui correspondent à l'électrode différenciée ; aussi aboutit-on encore souvent, dans ce cas, à une inversion de la formule initiale. En particulier, l'expérience du 24 mars 1912 montre nettement le passage de F au-dessus de F'.

En faisant agir, au lieu d'anhydride carbonique, des acides ou des bases en solution diluée dans un liquide physiologique, et en localisant l'action à l'électrode nerveuse, on obtient également les mêmes inversions dans la position des quatre seuils. J'ai employé, par exemple, l'acide chlorhydrique en solution $\frac{n}{100}$. L'inversion obtenue est parfaitement réversible : il suffit de baigner quelques instants la région traitée dans une solution de soude $\frac{n}{100}$: mais, si on prolonge l'action de cette dernière solution, il se produit rapidement une nouvelle diminution de l'excitabilité et une nouvelle inversion ; l'excitabilité ne revient, en effet, à peu près à la normale qu'au moment où la réaction des tissus est redevenue neutre : toute acidité ou toute basicité se traduit par une hypoexcitabilité de la région traitée, et, par suite, par une inversion.

On voit donc que *l'action de l'anhydride carbonique et de quelques autres substances, localisée au niveau de l'une des électrodes, produit des modifications énormes de la loi normale d'excitation. Ces perturbations s'expliquent de la façon la plus simple par une va-*

riation relative de l'excitabilité au niveau d'une seule des électrodes.

Discussion de quelques cas d'inversion.

Il convient de rapprocher immédiatement des constatations précédentes quelques cas d'inversion déjà étudiés par certains auteurs et qui s'expliquent immédiatement par la cause invoquée dans les exemples précédents.

En particulier, Abelous et Cluzet (1) ont montré qu'en badigeonnant la partie supérieure du sciatique, chez la grenouille, avec du chlorhydrate de cocaïne jusqu'à paralysie complète, on détermine l'inversion. J'ai vérifié ce fait, et j'ai constaté qu'il était même possible, en plaçant l'électrode supérieure sur la partie cocaïnisée et l'inférieure à quelque distance en dessous, d'obtenir la disparition totale des excitations de fermeture en courant ascendant, d'ouverture en descendant. Le fait est identique à celui de la section thermique, et l'explication ne peut être différente de celle exposée ci-dessus.

L'inversion a été également constatée après section du sciatique à la partie supérieure de la cuisse, en plaçant une électrode différenciée sur la peau au niveau du nerf en dessous de la section et une électrode diffuse dans la bouche (2). Ceci se comprend encore, à condition que l'électrode inférieure, placée sur le nerf, soit suffisamment loin de la section pour n'être pas dans la zone de grande hyperexcitabilité ; dans ce cas seulement, les deux seuils NFS et POS, correspondant à cette électrode différenciée, conserveront à peu près leur niveau habituel. En revanche, l'électrode physiologique supérieure est une électrode diffuse, qui n'est plus localisée, comme dans le cas d'une section thermique, à une tranche transversale du nerf, mais qui est, au contraire, constituée par le contact de la surface longitudinale de celui-ci avec les tissus environnants. Il n'y a donc plus la même raison pour que l'excitation soit fortement diminuée à cette électrode ; et, bien au contraire, cette électrode est dans la région hyperexcitable qui

(1) Abelous et Cluzet. — *Soc. de biologie*, 9 juin 1900.
(2) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902.

suit la lésion, d'où l'apparition prématurée des seuils F′ et O′, avant F et O. Toutefois, si cette explication est juste, en rapprochant l'électrode inférieure de la section, c'est-à-dire en la plaçant également dans la zone hyperexcitable, les deux seuils correspondants F et O doivent s'abaisser dans le même rapport que l'ont été F′ et O′, et comme ces derniers correspondent à une électrode à faible densité, l'ordre normal d'apparition F < F′ < O < O′ doit être rétabli. C'est effectivement ainsi que les choses se passent. Autre conséquence : au moment où l'inversion est obtenue avec l'électrode diffuse dans la bouche, c'est-à-dire le pôle physiologique correspondant à cette électrode dans la région hyperexcitable de la lésion, et l'électrode différenciée suffisamment en dessous de cette zone, on doit obtenir le rétablissement de la loi normale en transportant l'électrode diffuse de la bouche au muscle gastrocnémien. L'expérience suivante est tout à fait démonstrative à cet égard.

Expérience du 25 juin 1912. — Elle est faite sur une grenouille (*Rana esculenta*) intacte. L'une des électrodes, A (électrode différenciée), est posée sur la cuisse, au niveau du trajet du sciatique ; deux autres électrodes sont placées, l'une, B, dans la région cervicale, l'autre, C, à l'extrémité de la patte. On détermine les deux seuils de fermeture F et F′ en prenant successivement, comme électrode diffuse, celle de la région cervicale et celle de la patte. On sectionne ensuite le sciatique dans la région sacrée et on détermine de nouveau F et F′ dans les deux dispositifs d'électrodes.

ÉLECTRODES.		ÉLECTRODE NERVEUSE + Rhéobase (en volts).	ÉLECTRODE NERVEUSE — Rhéobase (en volts).
Avant section.	AB	1,4	0,4
	AC	0,6	0,4
	AB	1,4	0,4
	AC	0,6	0,4
Après section.	AB	0,4	0,4
	AC	0,6	0,4
	AB	0,6	0,4
	A	0,6	0,4
	AB	0,9	0,4

On voit qu'aussitôt après la section, les deux seuils correspondant aux électrodes AB sont arrivés à égalité par abais-

sement du seuil de l'excitation qui se produit à l'extrémité sectionnée, dans une région hyperexcitable. Au contraire, avec les électrodes AC, il n'y a pas trace d'inversion. On voit que l'hyperexcitabilité près de la lésion est très peu durable et que le seuil correspondant remonte rapidement ; on finirait par avoir l'inversion des deux fermetures pour les électrodes AC, par hypoexcitabilité en A.

En mettant le sciatique à nu, après destruction de la moelle ou ligature du cœur, J. Cluzet (1) a constaté de l'hypoexcitabilité du tronc nerveux, accompagnée d'inversion, en plaçant une des électrodes sur le nerf et l'autre dans la bouche. Ceci se comprend parfaitement, car l'électrode diffuse est située vers la racine du sciatique, dans une région où l'excitabilité a dû baisser moins que sur le nerf à nu. Le phénomène ne se produit d'ailleurs qu'au bout d'un temps variant de plusieurs heures à un jour.

Dans certains cas, Cluzet a obtenu un électrotonus inverse de l'électrotonus normal. Je n'insiste pas sur ce fait, car l'auteur a montré lui-même qu'il s'agissait d'une variation locale de l'excitabilité, bien plutôt que d'une inversion réelle des actions polaires.

Enfin il a recherché également à quels autres moyens on pourrait recourir pour réaliser l'inversion. Il faut remarquer que c'est toujours quand les modifications de l'excitabilité ont été localisées, soit intentionnellement, soit par fixation élective de certaines substances (curare), que les expériences ont donné des résultats positifs. Au contraire, l'injection par voie humorale de substances (urine, bromure de sodium, etc.) ne se fixant pas électivement en tel ou tel point de l'appareil neuro-musculaire, ou l'anémie par ligature du cœur, sont toujours restées sans effet au point de vue de l'inversion, bien que provoquant de l'hyper- ou de l'hypoexcitabilité (2) ; mais il s'agit ici de modifications générales, et non locales, de l'excitabilité.

Signalons au passage la difficulté qu'il y a à se représenter ce qui se passe dans le cas du curare. En traitant de l'excitation du muscle, j'aurai à faire remarquer combien, pour cet

(1) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 14 février 1903.
(2) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 31 mars et 16 juin 1900.

organe, la notion d'électrode physiologique reste plus vague que pour le nerf ; combien il est difficile, sauf sur les muscles minces et longs, à fibres parallèles, de se représenter à quel niveau sont situées les électrodes physiologiques, et *a fortiori* de prévoir laquelle des deux sera la plus efficace ; néanmoins le chapitre suivant montrera que la fibre musculaire suit bien la même loi que la fibre nerveuse. Aussi est-ce, je crois, avec cette idée qu'il faut expliquer le résultat de certaines expériences sur le muscle curarisé. En particulier Forster (1) a constaté le fait suivant : en plaçant une électrode sur le nerf sciatique, et l'autre au tendon d'Achille, on obtient, avant curarisation, l'excitation de fermeture plus tôt quand le pôle différencié, en contact avec le nerf, est négatif que quand il est positif, ce qui est conforme aux constatations ordinaires. Mais après curarisation, on obtient l'inverse : le pôle positif sur le nerf donne la secousse avant le négatif. L'interprétation de cet auteur me paraît être parfaitement justifiée. Après curarisation, l'excitation est, naturellement, purement musculaire. D'une part, le courant suit le nerf, et dès que celui-ci arrive dans la masse musculaire, il se répartit largement dans cette masse et la densité du courant traversant les diverses fibres musculaires serait relativement faible ; de l'autre côté, les lignes de force convergent toutes vers le tendon, et c'est là que serait, vis-à-vis du muscle, l'électrode à forte densité.

Dans le cas de l'excitation ordinaire de l'appareil moteur chez l'homme, avec une électrode différenciée au point moteur du muscle et une seconde électrode instrumentale en un point quelconque du corps, j'ai montré qu'il était vraisemblable que les deux électrodes physiologiques sont très voisines l'une de l'autre, d'après la coïncidence des points moteurs déterminés avec le pôle négatif, puis avec le positif. L'électrode physiologique différenciée coïncide avec l'électrode instrumentale, c'est-à-dire qu'elle se trouve sur le tronc nerveux au niveau où celui-ci va pénétrer dans le muscle ; l'électrode diffuse doit être située un peu plus loin sur ce tronc après qu'il a pénétré dans le muscle, ou sur ses ramifications. Ceci posé, nous

(1) Forster. — *Inaug. Diss. Med. Fakultät*, Strasbourg, 1901 (cité d'après Achelis, *Pflügers's Archiv.*, CVI).

sommes amenés à concevoir l'inversion de la loi d'excitation, au cours de la dégénérescence, de la façon suivante. Ce processus, et ceci n'est pas une hypothèse, comporte une diminution de l'excitabilité du nerf, qui progresse des centres vers la périphérie. Dès lors, l'électrode physiologique située au niveau du point moteur, et moins périphérique que l'électrode physiologique diffuse située dans la masse musculaire, sera plus tôt et plus fortement affectée par la diminution de l'excitabilité, d'où l'élévation des seuils des deux excitations qui y naissent, par rapport aux seuils de celles qui correspondent à l'électrode diffuse. En même temps que se produit cette inversion, on assiste généralement au phénomène désigné sous le nom de descente du point moteur; il faut déplacer l'électrode différenciée en descendant le long du muscle pour retrouver le point d'excitabilité maxima. C'est là le témoignage que l'hypoexcitabilité, ayant dépassé le point moteur primitif, se propage le long du tronc nerveux, et qu'il faut déplacer l'électrode différenciée pour que le courant, au niveau où il est le plus dense, aborde une région encore suffisamment excitable. Enfin, la dégénérescence se poursuivant, il doit arriver un moment où l'excitabilité nerveuse est abolie ou tellement diminuée, celle du muscle ayant varié beaucoup moins, que l'excitation devient purement musculaire. Or que constate-t-on à ce moment? On voit (1) que, pour retrouver un point d'excitabilité maxima, il faut en définitive reporter l'électrode différenciée dans la région du tendon, c'est-à-dire précisément dans la région qui, dans l'expérience relatée plus haut, s'est montrée comme pouvant fonctionner, vis-à-vis de la masse musculaire seule excitable, comme électrode active. Et on observe, en outre (l'inverse seul pourrait nous surprendre), que le muscle ainsi excité directement donne de nouveau une réaction normale : l'excitation de fermeture apparaît plus tôt quand l'électrode instrumentale différenciée placée sur le tendon est négative que quand elle est positive. Tel paraît être

(1) Je renvoie, pour ces données fondamentales en électrothérapie, à l'ouvrage de E. Huet. — Applications de l'électricité au diagnostic et au traitement des maladies du système nerveux (extr. de la *Pratique neurologique*, Paris, Masson).

tout le secret de la non-inversion au tendon signalée depuis longtemps en électrothérapie.

En résumé, toutes ces observations convergent pour montrer que les inversions dont il vient d'être question correspondent à une hyperexcitabilité ou à une hypoexcitabilité localisée à une région de l'appareil neuro-musculaire. Ce n'est d'ailleurs pas là une idée qui nous soit personnelle et nous appartienne en propre. Elle a été développée par Wiener (1) pour expliquer la réaction de dégénérescence donnée par les nerfs sectionnés. J. Cluzet y a eu également recours; bien que gênée par la supposition que le pôle positif peut exciter à la fermeture, sa critique de nombreux cas expérimentaux le conduit à une conclusion parfaitement juste, semble-t-il, à savoir que l'inversion des secousses dans les syndromes de dégénérescence signifie simplement que le nerf est altéré au point excité (2). Achelis (3) a également exposé des considérations analogues; elles se trouvaient d'ailleurs déjà chez Biedermann (4), qui s'exprimait à cet égard d'une façon très caractéristique : « Il y a, dit-il, contre l'hypothèse d'une inversion des actions polaires, de si nombreux résultats acquis sur différents nerfs et muscles par des expériences à l'abri des critiques, que l'affirmation d'un cas quelconque d'exception doit rencontrer *a priori* une certaine méfiance et n'être admise que si les conditions expérimentales et toutes les circonstances concomitantes sont aussi simples et schématiques que possible. »

Il est très vraisemblable que c'est encore à une diminution de l'excitabilité du nerf mis à nu qu'est due l'inversion signalée par Bardier et Cluzet (5) sur les fibres musculaires lisses de l'aponévrose orbito-oculaire du chien, excitées avec une électrode différenciée sur le tronc vago-sympathique mis à nu et une électrode diffuse placée en un point quelconque du corps. Cette supposition est d'autant plus vraisemblable qu'il s'agit d'un nerf fin et amyélinique, appartenant à un homéotherme, difficile par conséquent à conserver dans de favo-

(1) Wiener. — *Deutsch. Arch. f. Klin. Med.*, LX, 1898.
(2) J. Cluzet. — *Archives d'Electricité médicale*, n° 127, 15 juillet 1903.
(3) W. Achelis. — *Pflüger's Arch.*, CVI, 1905, p. 329.
(4) W. Biedermann. — *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 233.
(5) Bardier et Cluzet. — *Soc. de biologie*, 26 juillet 1902.

rables conditions physiologiques. Les expériences et les observations précédentes, en permettant d'interpréter d'une façon satisfaisante les divers cas d'inversion, confirment solidement, me semble-t-il, l'idée que la loi d'excitation est qualitativement toujours la même, dans tous les cas normaux ou pathologiques.

CONCLUSIONS

Des trois explications de l'inversion qui ont été exposées au début de ce chapitre, j'ai été amené à en éliminer immédiatement une, pour la raison que, sur les tissus normaux, l'expérience démontre avec évidence la localisation cathodique de toute excitation de fermeture, la localisation anodique de toute excitation d'ouverture. De l'examen des cas d'inversion contenus dans la littérature électrophysiologique, de l'analyse expérimentale d'un certain nombre d'entre eux, je suis amené à conclure qu'il n'existe aucun exemple certain, ni même probable, d'une inversion réelle de l'activité des deux pôles, dans l'excitation du nerf ou du muscle. Bien au contraire, il semble qu'en toute circonstance, normale ou pathologique, l'excitation de fermeture siège toujours au pôle négatif, celle d'ouverture au positif. Force m'est donc d'abandonner la notion de l'inversion réelle, et avec elle l'ingénieuse hypothèse proposée par Loeb et Bancroft, et de me rejeter dans la troisième explication. C'est elle qui est valable, la démonstration vient d'en être faite, pour les cas que j'ai personnellement étudiés; il semble aussi qu'elle réussisse à éclairer tous les autres.

Par l'emploi d'agents modifiant d'une façon réversible l'excitabilité, j'ai montré qu'à condition de localiser l'action à la région d'une des électrodes, il est possible de réaliser une inversion et un ordre d'apparition des secousses identique à celui décrit par les électrothérapeutes sur les malades présentant la réaction de dégénérescence. J'ai insisté sur ce fait que les cas où l'inversion est signalée par les expérimentateurs correspondent toujours à une perturbation locale (section, action localisée d'un agent chimique, curare, etc.); qu'au contraire, tout essai de substances n'agissant pas d'une façon élective sur telle ou telle partie du nerf ou du muscle avait complètement échoué.

Il paraît donc infiniment probable qu'il faut rapporter l'inversion purement et simplement à des modifications locales de l'excitabilité. Au reste, les conditions dans lesquelles les électrothérapeutes signalent chez l'homme l'apparition de la réaction de dégénérescence ne sont-elles pas celles d'une excitabilité variable aux différents niveaux de l'appareil neuro-musculaire ? Assurément oui, puisque cette inversion est corrélative de l'hypoexcitabilité ou même de l'inexcitabilité complète du nerf, le muscle conservant au contraire une excitabilité appréciable vis-à-vis des courants galvaniques. Et d'ailleurs, la réaction de dégénérescence n'est-elle pas considérée par les cliniciens eux-mêmes comme une « expression symptomatique de lésions des neurones moteurs périphériques » (1), ce qui implique nécessairement des variations locales de l'excitabilité ? Il n'est ni du domaine de cette étude, ni de notre compétence, d'apprécier si l'étude quantitative des lois d'excitation obtenues avec l'anode et avec la cathode, prises successivement comme pôle différencié, peut, au cours de la dégénérescence, rendre quelques services au point de vue clinique. Mais ce qui est certain, et ce sur quoi il faut insister, c'est que les constatations recueillies dans cette voie doivent recevoir une interprétation théorique radicalement différente de celle qui est couramment acceptée et que l'étude en question ne peut, semble-t-il, que préciser un fait par ailleurs bien connu, à savoir que, au cours de la dégénérescence, l'excitabilité se modifie inégalement dans les diverses parties de l'appareil neuro-musculaire.

En résumé, *il paraît, jusqu'à preuve formelle du contraire, que la loi de Pflüger (excitation de fermeture toujours cathodique, excitation d'ouverture toujours anodique) conserve une entière validité dans l'excitation du nerf, à l'état normal ou pathologique.*

(1) E. Huet. — Application de l'électricité au diagnostic et au traitement des maladies du système nerveux (Extr. de la *Pratique neurologique*).

CHAPITRE IV

EXCITATION DU MUSCLE

EXPOSÉ HISTORIQUE

Les mémorables résultats acquis par les travaux de Pflüger relativement à l'action des deux pôles dans l'excitation galvanique des nerfs — résultats qui, comme on vient de le voir, semblent en toutes circonstances conserver une entière validité quand il s'agit du nerf moteur — ne peuvent être étendus aux fibres musculaires sans une minutieuse critique des documents accumulés par un nombre assez considérable de travaux. C'est que, dans l'excitation électrique d'un muscle, les conditions expérimentales se laissent bien plus difficilement schématiser que dans les cas précédents. Dans un nerf, conducteur de dimensions transversales faibles par rapport aux longitudinales, et reposant sur chacune des électrodes par toute sa largeur, les différentes fibres nerveuses affectent assurément, pendant le passage du courant, des positions à peu près identiques par rapport aux lignes de force du champ. Il en va tout autrement dans un muscle, surtout s'il s'agit, au lieu d'un organe long, plat, mince et à fibres musculaires bien parallèles, d'une masse courte, épaisse et constituée de plusieurs plans de faisceaux musculaires à directions diverses et dont les actions sont parfois antagonistes les unes des autres.

Dans le nerf, on peut admettre, s'il s'agit au moins d'excitation bipolaire faite avec deux électrodes placées au contact direct de l'organe, qu'il y a à peu près coïncidence entre les électrodes instrumentale et physiologique; c'est-à-dire que le courant pénètre dans les fibres en des points extrêmement proches de l'anode instrumentale, qu'il les quitte au voisinage immédiat de la cathode. Les conditions sont fort différentes sur le muscle, conducteur électrolytique relativement court et épais, à l'intérieur duquel les lignes de force du champ s'épanouissent et coupent les fibres musculaires d'une façon

difficile à préciser. Suivant l'expression de Hering (1), la véritable anode physiologique est, pour le muscle, le lieu des points où le courant pénètre dans la substance contractile, la cathode physiologique le lieu des points où il en sort. Ces lieux, alors qu'ils sont, pour le nerf, en général très circonscrits, s'étendent ici bien au delà du voisinage immédiat des électrodes instrumentales; on risquerait, à négliger cette considération, d'aboutir à une méconnaissance complète des lois polaires de l'excitation musculaire.

En outre, il intervient dans l'excitation du muscle, surtout s'il est à fibres lisses, à côté du processus habituel déterminant la contraction, un processus, symétrique du premier, pourrait-on dire, d'inhibition. En d'autres termes, les manifestations polaires qui sont à envisager ici ne sont pas seulement des excitations, des contractions; ce sont aussi des inhibitions, des relâchements musculaires ; et selon le plus ou moins grand développement de l'une de ces catégories de phénomènes par rapport à l'autre, le résultat d'observations superficielles semblera, ou non, infirmer, pour le muscle, la loi polaire de Pflüger.

A. — Loi polaire du muscle strié.

C'est dans un travail de von Bezold (2) que se trouvent les renseignements les plus anciens dans l'étude de cette question. Cette première contribution fut entièrement confirmative des conceptions de Pflüger.

Dans toutes les recherches dont il va être question, il est utile de se ménager, si faire se peut, la possibilité d'avoir une excitation musculaire pure, en dehors de toute action sur la fibre nerveuse. Cette circonstance peut être facilement réalisée, sur le muscle strié, par le curare. Quelque mode d'action qu'on admette pour ce produit : qu'il s'agisse, conformément à la notion classique, d'une fixation élective du poison au niveau des plaques motrices, ou que, selon la conception de L. et M. La-

(1) Hering. — Beiträge zur allgemeinen Nerven-und Muskelphysiologie, II (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXIX, 3, 1879, p. 241).

(2) Von Bezold. — Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln. Leipzig, 1861.

picque (1), le curare, diminuant la vitesse d'excitabilité musculaire, abolisse l'isochronisme normal du nerf et du muscle et prévienne ainsi la transmission de l'influx de l'un à l'autre, c'est toujours, en définitive, une interruption des communications physiologiques qui se produit à la jonction de la fibre nerveuse et de la fibre musculaire. Outre l'intérêt qu'il y a à n'envisager que la réponse du muscle, en l'absence de toute excitation nerveuse, la curarisation, surtout s'il s'agit de muscles à contraction rapide comme le muscle strié, présente un autre avantage. En effet, une excitation faite en un point quelconque d'un muscle strié non curarisé provoque, pourvu qu'elle soit suffisamment intense, une contraction simultanée des différentes parties du muscle, par suite de la propagation rapide de l'excitation le long des filets nerveux qui pénètrent toute la masse. Au contraire, après curarisation, soit que la propagation purement musculaire de l'excitation se fasse, même dans les conditions normales, avec une vitesse bien moindre que la propagation nerveuse, soit plutôt que la vitesse d'excitabilité et de conductibilité musculaire soit considérablement diminuée par le poison, bref, la lenteur de propagation de la contraction permet des observations qu'il est impossible de recueillir sur le muscle non curarisé.

Von Bezold opère sur le sartorius après curarisation et utilise, pour localiser les excitations de fermeture et d'ouverture, la méthode des temps perdus. A cet effet, le muscle est fixé et immobilisé à sa partie supérieure par une pince de liège au niveau de laquelle il est croisé par deux fils de cuivre formant électrodes et interceptant entre eux environ 4 millimètres de sa longueur. La partie inférieure est attachée au levier d'un myographe. Dans ces conditions, il se trouve que, si l'électrode inférieure est négative, la courbe de contraction, donnée à la fermeture du courant par la moitié inférieure libre du muscle, accuse un temps perdu plus faible que si cette électrode est positive. On peut en conclure que l'excitation de fermeture se produit à la cathode, et qu'elle a, dans le deuxième cas, à parcourir un chemin plus grand que dans le premier ;

(1) L. et M. Lapicque. — *Soc. de biol.*, 26 décembre, 1908.

la différence observée entre les deux temps perdus correspondrait au temps employé par l'excitation pour parcourir le segment interpolaire avant de venir provoquer la contraction de la moitié inférieure du sartorius. D'une façon analogue, von Bezold fournit la preuve que, à l'ouverture du courant, l'excitation prend naissance à l'électrode positive.

Ces résultats venaient en parfait accord avec quelques faits déjà entrevus, en particulier par Schiff (1), à savoir que sur des muscles où le pouvoir de conduction était très affaibli, il apparaît, à la fermeture du courant de pile, des phénomènes de contraction limités à la cathode ; tel est aussi le cas d'une contraction qui suit souvent l'excitation de fermeture et persiste, pendant toute la durée de passage du courant, dans la région cathodique (*Schliessungsdauercontraction* des auteurs allemands).

Pourtant, quelques mois plus tard, travaillant sur le même muscle sartorius de la grenouille, Aeby (2) était amené à des conclusions très différentes. Étant donné un muscle à fibres parallèles, parcouru dans toute sa longueur par un courant galvanique, si l'excitation prend effectivement naissance à l'un des pôles et se transporte vers l'autre pôle en provoquant une onde de contraction, on peut supposer avec vraisemblance que des leviers posés en différents points du muscle seront soulevés par l'onde de contraction à des instants différents. Mais, en fait, Aeby trouve que deux leviers placés sur le muscle à une distance de 17 millimètres enregistrent la contraction exactement au même moment, qu'il s'agisse de la fermeture ou de l'ouverture du courant.

En 1867, Engelmann (3) reprit l'étude de la question en faisant cette fois, sur le sartorius, de l'excitation transversale à l'aide de deux électrodes fines, placées respectivement sur les bords droit et gauche du muscle. Dans ces conditions, les lignes de force du champ doivent pénétrer dans le muscle en divergeant à partir de l'anode instrumentale ; donc, du

(1) M. Schiff. — *Moleschotts Untersuchungen*, V.

(2) Ch. Aeby. — *Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in der quergestreiften Muskelfaser*. Braunschweig, 1862, p. 59.

(3) T. W. Engelmann. — *Jena Zeitschr. f. Medicin und Naturw.*, III, 1867, p. 445.

côté de l'électrode positive, le courant pénètre dans une fibre quelconque avec une densité plus forte que celle qu'il possède en la quittant ; autrement dit, pour une telle fibre, l'anode physiologique est prépondérante sur la cathode physiologique. Cette prépondérance va en diminuant à mesure que l'on se rapproche de l'axe longitudinal du muscle ; et si l'on considère une fibre placée sur cet axe, il est évident, par raison de symétrie, que le courant possède, à son entrée dans cette fibre et à sa sortie, exactement la même densité. Inversement, du côté de la cathode, il y a prépondérance des cathodes physiologiques sur les anodes physiologiques. On doit donc s'attendre, si les conceptions de von Bezold sont exactes, à n'avoir, avec des courants faibles, de secousse de fermeture que du côté de la cathode. Si l'intensité du courant augmente, la densité doit devenir suffisante, aux cathodes physiologiques des fibres situées près de l'anode, pour provoquer également leur contraction ; mais celle-ci sera toujours plus faible que du côté cathodique. Les observations montrent qu'en effet, à la fermeture du courant, le muscle devient concave du côté de la cathode, ce qui témoigne d'une contraction plus forte en cette région qu'à l'autre électrode. Inversement, à l'ouverture, la concavité apparaît sur le bord anodique. — Au lieu de prendre deux fines électrodes identiques placées de part et d'autre du muscle, on peut faire usage d'une cathode large et d'une anode très étroite. Dans ce cas, la densité du courant à l'entrée et à la sortie des fibres est plus considérable du côté de l'anode que du côté de la cathode ; aussi les fermetures de courants faibles provoquent-elles une contraction plus forte des fibres qui possèdent les cathodes physiologiques à forte densité, c'est-à-dire, cette fois, des fibres du côté anodique. C'est là un premier exemple d'une expérience où l'on pourrait être tenté de conclure que l'excitation de fermeture se produit au niveau de l'anode. Cette exception, dans le cas présent, se laisse facilement ramener au cas général, en considérant simplement la distribution des lignes de force du champ par rapport aux fibres musculaires. Bien entendu, si l'on utilise une cathode étroite et une anode large, c'est encore du côté de l'électrode fine,

c'est-à-dire, cette fois, de la cathode, que la contraction est prépondérante.

Engelmann a, d'autre part, varié sa démonstration en opérant sur un sartorius dédoublé à sa partie inférieure en deux bandes musculaires par une incision faite selon l'axe longitudinal du muscle. Ces deux bandes restent en continuité de substance par la moitié supérieure du sartorius. Dans ces conditions, en plaçant la cathode au contact d'une des bandes et l'anode au contact de l'autre, la bande cathodique seule se contracte à la fermeture du courant, et l'anodique seule à l'ouverture.

La démonstration fournie par les expériences précédentes a été discutée par Fick (1) et surtout par Aeby (2). Mais ces deux auteurs ne tiennent compte, dans leurs critiques, que de la première expérience d'Engelmann, et semblent ignorer celle relative au sartorius incisé longitudinalement dans sa moitié inférieure. Pour Aeby, l'expérience consistant à exciter transversalement le muscle par deux électrodes identiques et à noter la concavité du bord cathodique à la fermeture prouve seulement que le pôle négatif agit, à l'établissement du courant, incomparablement plus fort que le positif; mais on ne peut rien en conclure au sujet de savoir si les fibres de la région interpolaire se contractent toutes au même instant, ou si, au contraire, la contraction débute au niveau de l'un des pôles.

Dans diverses expériences consistant essentiellement à opérer après curarisation sur deux masses musculaires fonctionnellement indépendantes, mais réunies d'un côté par des tissus assurant la continuité électrolytique, — préparation qui s'obtient aisément, par exemple, en prenant les deux cuisses ou les deux adducteurs d'une grenouille, réunis par la symphyse pubienne, ou en utilisant un sartorius suffisamment serré en son milieu pour que la continuité physiologique soit abolie, — Aeby a constaté, en posant les deux électrodes respectivement sur chacune des deux extrémités libres des masses musculaires, que, sur

(1) Fick. — *Canstatts Jahresbericht für* 1867.

(2) Ch. Aeby. — *Archiv für Anat., Physiol. und wissenschaftliche Medicin*, 1867, p. 688.

le muscle frais, la contraction de fermeture existe pour la masse qui est au contact du pôle positif, et qu'elle est simplement plus faible que pour la masse cathodique. Cette différence peut fréquemment s'annuler et même apparaître en sens inverse sur le muscle vieilli et fatigué. D'autre part, en tentant de localiser les excitations dans le dispositif précédent, par la méthode des temps perdus, il trouve que les secousses de fermeture des deux muscles se produisent exactement au même moment. Les résultats sont identiques pour la secousse d'ouverture, sauf que, inversement, c'est, en général, dans la région anodique que la contraction est la plus forte. L'auteur est ainsi amené à penser que la théorie de von Bezold, d'après laquelle la contraction naît seulement dans le domaine d'un des pôles, n'est pas justifiée, mais que, au contraire, l'excitation prend naissance en même temps dans tout le segment interpolaire. La même conception se retrouve également chez Brücke (1). Dans ces conditions, la différence des temps perdus observée par von Bezold devrait être due à une cause tout autre qu'une propagation de l'excitation à partir de points différents. La période latente de contraction dépend de la grandeur de l'excitation ou, pour des excitations égales, elle est liée à la grandeur de l'excitabilité; la différence des temps perdus pourrait ainsi s'expliquer par une variation de l'excitabilité le long du segment interpolaire. Il pourrait donc y avoir localisation des excitations, non pas, comme l'entendait von Bezold, parce que l'excitation est limitée à l'un des pôles, mais parce que l'excitation, se produisant dans tout le segment interpolaire, sera plus efficace dans les régions à excitabilité plus forte. D'ailleurs, la position de ces régions hyperexcitables n'est pas constante ; elles peuvent se déplacer de l'une à l'autre des électrodes, ceci expliquant les cas d'inversion observés par vieillissement ou fatigue. Dès lors l'expérience d'Engelmann (2) n'a été que la constatation de la prépondérance de l'excitation dans l'une des régions polaires vis-à-vis de l'excitation dans l'autre.

(1) Brücke. — *Sitzungsberichte der Wiener Academie*, LXX, 1874.
(2) T. W. Engelmann. — *Loc. cit.*

Dès sa publication, cette conception fut, comme on va le voir, vivement critiquée par Engelmann (1), contestant à juste titre la valeur des expériences qui lui servaient de base. Il faut pourtant en retenir une idée intéressante sur laquelle il y aura lieu, dans la suite, de revenir : à savoir que des différences d'excitabilité peuvent exister le long du segment interpolaire et que ces différences peuvent, dans bien des cas, expliquer une apparente inversion des lois polaires sous l'influence du vieillissement ou de la fatigue.

Ainsi que le fait remarquer Engelmann, les observations d'Aeby sont viciées par une méconnaissance absolue des conditions d'excitation réalisées pour chacune des deux masses musculaires composant sa préparation. Il semble supposer, en effet, qu'il n'y a, pour chaque masse musculaire, qu'un seul pôle, positif d'un côté, négatif de l'autre. Il n'en est rien, puisqu'il s'agit de deux muscles fonctionnellement distincts et dont chacune des fibres composantes possède, en réalité, deux électrodes physiologiques : l'une, à forte densité, à l'extrémité inférieure du muscle, au niveau de l'électrode instrumentale; l'autre, à faible densité, du côté de la symphyse pubienne. Dès lors s'explique aisément le fait que les deux masses se contractent à la fermeture, avec prépondérance toutefois pour celle qui possède l'électrode négative à forte densité. — Comment est-il possible, pourtant, que la méthode de von Bezold, appliquée par Aeby, n'ait montré aucune différence dans les temps perdus? La seule explication possible, c'est que les expériences ont été faites sur des muscles insuffisamment curarisés; en d'autres termes, l'excitation musculaire pure n'aurait pas été réalisée. De fait, en reprenant la recherche sur un sartorius fortement curarisé, Engelmann (1) trouve une entière confirmation des résultats de von Bezold. Il montre en outre (2), et ce résultat a été ultérieurement confirmé par Biedermann (3), que la contraction durable qui subsiste pendant le passage du

(1) T. W. Engelmann. — *Jena Zeitschr. für Medicin und Naturw.*, IV, 1868, p. 295.

(2) T. W. Engelmann. — Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (*Pflüger's Archiv*, III, 1870, p. 243 et p. 300).

(3) W. Biedermann. — *Pflüger's Archiv*, XLVII, 1890, p. 250 ; *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 158-159 et p. 178.

courant est localisée dans la région cathodique du muscle ; de même, la contraction durable à l'ouverture (*Oeffnungsdauer-contraction*) est localisée, quand elle se manifeste, dans la région anodique. Aussi pouvait-il conclure d'une façon ferme en faveur de la généralité de la loi polaire : « Nous tenons la loi de localisation de l'excitation de fermeture au pôle négatif, de celle d'ouverture au pôle positif, sur le muscle frais, pour d'autant plus sûre qu'il est de plus en plus vraisemblable que ce n'est qu'un cas particulier d'une loi générale qui situe, pour tous les éléments excitables, les excitations de fermeture et d'ouverture aux points de sortie et d'entrée du courant. »

En revanche, il signale sur le muscle mourant une complète inversion de la loi polaire ; c'est-à-dire que la secousse de fermeture se produit cette fois du côté du pôle positif (1). De même, la contraction durable de fermeture peut s'étendre à la moitié anodique du muscle et même y devenir prépondérante, comme l'a trouvé également Biedermann (2). Remarquons tout de suite que ces phénomènes d'inversion semblent moins énigmatiques si l'on songe qu'il peut exister, au voisinage des deux pôles principaux, des pôles accessoires de signes opposés. Ultérieurement, à propos du muscle lisse, l'occasion se représentera d'insister sur le rôle particulier de ces pôles secondaires.

Le dernier auteur cité a confirmé entièrement, pour le muscle strié, le résultat des localisations des excitations (fermeture à la cathode, ouverture à l'anode), soit par la méthode des temps perdus, soit par des considérations différentes (3). En 1885, Tigerstedt (4) découvrait également des faits en accord avec les précédents.

D'autre part, avec des intensités supraliminaires, un sartorius curarisé, parcouru dans toute sa longueur par le courant, donne à la fermeture des contractions aussi fortes dans un

(1) T. W. Engelmann. — *Archiv für Physiol.*, II, 1869, p. 314.

(2) W. Biedermann. — *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 180 et 228-230.

(3) W. Biedermann. — Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXIX, 1879) ; *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 184-186.

(4) Tigerstedt. — *Du Bois Reymond's Arch.*, Supplément, 1885, p. 209.

sens du courant que dans l'autre (1). Au contraire, si l'une des extrémités du muscle est mortifiée par écrasement ou par la chaleur, l'excitation de fermeture est grandement atténuée quand la cathode est sur l'extrémité lésée et l'anode sur la région saine; dans la direction inverse du courant, l'excitation de fermeture conserve, par contre, la même efficacité que sur le muscle sain (2). Inversement, l'excitation d'ouverture disparaît généralement quand l'anode est sur la partie lésée. Une onde idiomusculaire, obtenue par excitation mécanique ou électrique et localisée à une des extrémités du muscle, se comporte exactement comme une lésion : l'excitation de fermeture disparaît si la cathode est posée sur la région contractée, et inversement, l'ouverture est sans effet quand l'anode est sur cette même région (3). Ce phénomène s'observe facilement en opérant sur des muscles de grenouille refroidis (4). Des agents chimiques, alcalis, acides, phosphate acide de potassium, même en solution diluée, peuvent produire les mêmes effets locaux.

Dans le cas de composés tels que des sels de potassium en solution étendue, l'action obtenue est réversible et disparaît après immersion de la préparation dans une solution physiologique. Inversement, des sels de sodium, tels que le carbonate neutre, peuvent produire des augmentations locales d'excitabilité; dans ce cas, on obtient un abaissement des seuils de fermeture et d'ouverture, lorsque l'électrode active, la cathode dans le premier cas, l'anode dans le second, est placée sur l'extrémité du muscle qui a subi l'action du sel.

Par quel mécanisme expliquer ces phénomènes particuliers? Biedermann (5) a montré qu'on ne pouvait pas faire appel à une simple addition algébrique du courant excitant et du cou-

(1) W. Biedermann. — *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 185.

(2) W. Biedermann. — Beiträge zür allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, IV (*Sitzungsber. der Wiener Academie*, LXXIX, 3) ; *Elektrophysiologie* 1re partie, 1895, p. 186-190.

T. W. Engelmann. — *Pflüger's Archiv*, XXVI, 1881, p. 97.

(3) W. Biedermann. — Beiträge zür allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, III (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXX, 1879).

(4) L. Hermann. — *Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 593.

(5) W. Biedermann. — *Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXXV, 3, 1882, p. 144.

rant de démarcation. D'ailleurs, Hermann (1) a vu qu'en immergeant pendant 20 ou 30 minutes l'extrémité d'un sartorius dans l'eau distillée, on obtient, en plaçant une des électrodes sur la partie saine, l'autre sur celle qui a subi l'action de l'eau, les phénomènes qui viennent d'être décrits. Or il n'y a dans ce cas aucun courant de démarcation appréciable. Par conséquent, dans la plupart des cas, il doit s'agir simplement d'une inexcitabilité du muscle pour les excitations lui parvenant par une partie mortifiée (2). On constate, en effet, que des faisceaux musculaires limités à leurs extrémités par deux lésions transversales et parcourus dans toute leur étendue par un courant constant à lignes de force parallèles à leur axe sont inexcitables. Dans d'autres cas pourtant, Hermann admet que le courant de démarcation peut intervenir, en ce sens qu'il produit d'une façon constante des états électrotoniques : anélectrotonus à la lésion, catélectrotonus au delà, d'où une diminution relative de l'excitabilité à la lésion (3).

A la suite de passages répétés et de même sens du courant électrique, le muscle cesse bientôt de répondre à la fermeture ; mais il donne une réponse normale à une fermeture du courant de sens inverse. C'est que, vraisemblablement, la contraction de fermeture se produisant à la cathode, chacune des excitations répétées a eu pour suite une fatigue de la région correspondante, tandis que le reste du muscle a, au contraire, conservé une excitabilité voisine de la normale (4).

Il était intéressant de rapporter en détail ces dernières observations, parce que, outre qu'elles apportent une confirmation nouvelle des localisations polaires des excitations dans le muscle, elles se rapprochent étroitement de constatations faites ci-dessus sur le nerf moteur, dans des cas où, comme on l'a vu, il a été possible de pousser assez loin l'analyse expérimentale. Pour la fibre musculaire comme pour la fibre nerveuse, quand l'électrode active est sur une lésion, c'est-à-dire quand l'électrode physiologique est reportée à la limite de la

(1) L. Hermann. — *Loc. cit.*
(2) Giuffré. — *Pflüger's Archiv*, XXI, 1880, p. 470.
(3) W. Biedermann. — *Loc. cit.*,
(4) W. Biedermann. — *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 191-192.

partie mortifiée et de la partie saine, on peut expliquer la diminution d'excitabilité observée par le fait qu'il manque, dans un tel cas, la membrane semiperméable au niveau de laquelle doivent se produire, d'après les conceptions récentes de Nernst et d'Ostwald, les variations ioniques ou salines qui conditionnent le processus d'excitation (1).

B. — Loi polaire du muscle lisse.

C'est surtout en étudiant les réponses du muscle lisse à l'excitation galvanique qu'on se heurte à de nombreuses exceptions apparentes à la loi de Pflüger. Toutefois, beaucoup d'expériences confirment cette loi, et parmi celles qui semblent faire exception, il n'en est aucune qui ne puisse s'expliquer par des considérations autres que celle d'une inversion véritable des actions polaires. En effet, une analyse précise de la structure du muscle et des directions de ses fibres, de la répartition des lignes de force du champ et la considération d'effets possibles d'inhibition permettent, en général, d'envisager d'une façon unitaire et conforme aux idées de Pflüger, des manifestations *a priori* très différentes.

La première étude de la loi polaire du muscle lisse se trouve dans les travaux fondamentaux d'Engelmann sur l'uretère des Mammifères. Cet organe doit être envisagé comme un vaste faisceau musculaire creux, dans lequel l'excitation, à l'inverse de ce qui se passait sur le muscle strié, ne reste pas limitée à la fibre sur laquelle elle a pris naissance, mais se propage de fibre à fibre, amenant ainsi la formation d'une onde contractile se déplaçant le long du tube musculaire (2).

Engelmann considérait l'organe comme dépouvu de nerfs. En réalité, on n'est pas assuré que l'excitation porte directement sur la fibre musculaire et ne lui parvienne pas par l'intermédiaire de fibres nerveuses ou de ganglions du système sympathique, logés dans l'épaisseur de la paroi. La même incertitude se retrouve, du reste, pour un certain nombre

(1) Cf L. Hermann. — *Pflüger's Archiv.*, XLV, 1889, p. 601.
(2) T. W. Engelmann. — Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (*Pflüger's Archiv*, II, 1869, p. 243).

d'organes musculaires tels que, par exemple, le cœur de certains Invertébrés, qui est souvent considéré, sans grande certitude, comme dépourvu de tout système nerveux intrinsèque. Quoi qu'il en soit à ce sujet, l'excitation électrique de l'uretère, sectionné au niveau du rein et posé sur des électrodes impolarisables identiques, a fourni à Engelmann (1) des résultats en accord complet avec la loi de Pflüger. On voit, à la fermeture du courant, quel qu'en soit le sens, la région de l'électrode négative se raccourcir et pâlir, alors qu'aucune manifestation n'apparaît dans le segment interpolaire ou à l'électrode positive. Souvent la contraction se propage à partir de la cathode et de chaque côté d'elle, sous forme d'une onde de contraction. Si l'on se représente schématiquement l'uretère comme un cylindre creux de substance contractile, entouré de tissu indifférent, on se rend compte que, dans la région de l'anode, les lignes de force du champ qui ont pénétré dans la substance contractile n'y poursuivent pas toutes leur chemin jusqu'au niveau de la cathode expérimentale, mais que beaucoup d'entre elles, au contraire, doivent traverser la paroi musculaire dans une direction perpendiculaire à l'axe longitudinal du cylindre, ou peu oblique sur lui ; autrement dit, il doit exister, très près de l'anode, des cathodes secondaires. Il devrait donc, pour des courants suffisamment intenses, apparaître des phénomènes d'excitation dans la région anodique ; or, il n'en est rien, soit que la densité du courant reste constamment trop faible à ces cathodes secondaires, soit que le voisinage du pôle positif amène une diminution de l'excitabilité et du pouvoir de conduction de la substance contractile au niveau de ces pôles accessoires. D'ailleurs, la modification anélectrotonique, qui vient d'être invoquée, est réelle et directement démontrable ; elle est la cause d'un effet différent : pour un courant d'intensité convenable, la contraction de fermeture, née à la cathode, se propage jusqu'à l'anode ; au contraire, si on augmente suffisamment l'intensité du courant, l'onde s'arrête en route, par suite de la diminution de la conduction dans la région anodique. On voit quelles analogies étroites

(1) T. W. Engelmann. — Beiträge zur allgemeinen Muskel-und Nervenphysiologie (*Pflüyer's Archiv*, III, 1870, p. 248).

se révèlent entre l'uretère et le nerf moteur, quant aux réponses à l'excitation galvanique : en particulier, sur le premier, la rapide disparition de l'onde de contraction — née à la fermeture dans la région cathodique — sous l'influence de modifications anélectrotoniques correspondant à des courants assez intenses, fait immédiatement songer au phénomène de disparition de l'excitation de fermeture, apparaissant pour le nerf dans la zone dite « des courants forts ». Cette disparition est due, selon la conception de Pflüger, à un arrêt de l'excitation de fermeture née à la cathode, lorsque la région anélectrotonisée est située entre cette cathode et le muscle, c'est-à-dire en courant ascendant. Pour les deux organes, c'est essentiellement la même explication qui rend compte des faits observés.

A l'ouverture du courant, la réaction de l'uretère est, bien entendu, symétrique de celle qui se produit à la fermeture : pour un courant d'intensité suffisante, supérieure à celle qui donne le seuil de fermeture, il se forme à l'anode une onde de contraction, tandis que la région cathodique reste au repos.

Étant données la précision et la netteté des résultats fournis par l'uretère isolé des tissus environnants, les observations faites ultérieurement par Biedermann (1) sur le même organe auraient dû sembler, *a priori*, extrêmement paradoxales, si l'auteur ne les avait fait suivre d'une interprétation satisfaisante. D'ailleurs, c'est maintenant surtout aux travaux de ce savant et de ses élèves qu'il faut s'adresser pour trouver l'exposé de nombreux documents relatifs à l'excitation galvanique du muscle lisse, en même temps qu'une critique judicieuse de résultats qui, à première vue, ne constituent pas un ensemble cohérent.

L'uretère étant laissé en place, les tissus environnants simplement écartés pour permettre de poser sur l'organe deux électrodes, ou une seule, la seconde étant, dans ce cas, placée en un point quelconque du corps et fonctionnant comme électrode diffuse, il se produit toujours, à la fermeture du courant, un resserrement de l'uretère au niveau de l'anode, resserrement

(1) W. Biedermann. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 369) ; *Elecktrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 216-218.

qui résulte de l'excitation des fibres circulaires, et, à partir de ce point, il se propage dans les deux sens une onde de contraction péristaltique. Inversement, à l'ouverture des courants assez intenses, il se produit une excitation vers la cathode. Ces réactions de l'uretère, si différentes selon qu'il est isolé ou *in situ*, font immédiatement penser qu'il peut s'agir d'une différence dans la répartition des lignes de force du courant. Effectivement, si l'uretère est isolé du corps, mais repose, suivant une de ses génératrices, sur un épais coussin de papier filtre imbibé de solution physiologique, les électrodes étant placées sur la génératrice opposée, on trouve, comme sur l'organe en place, une inversion de la formule d'excitation. En réalité, une observation attentive montre, dans ces deux cas, que l'inversion est plus apparente que réelle. L'examen à la loupe fait voir, en effet, qu'immédiatement sous l'électrode négative se produit, à partir de la fermeture du courant, une petite contraction très circonscrite. De même, la contraction forte qui se produit à l'anode doit, en réalité, être regardée comme ayant son siège, non pas au point d'entrée même du courant dans le muscle, mais tout autour de ce point d'entrée. Autrement dit, il doit exister, autour de la cathode, des anodes secondaires empêchant la propagation de l'excitation de fermeture ; autour de l'anode, des cathodes secondaires où prennent naissance les contractions observées à la fermeture. Or, cherchons à nous représenter la répartition des lignes de force dans ces deux cas extrêmes : uretère isolé et touchant seulement les deux électrodes, d'une part, et, de l'autre, uretère posé sur les tissus environnants, ou sur un coussin imbibé d'eau salée, c'est-à-dire sur un épais conducteur électrolytique. Nous avons indiqué plus haut qu'il existe, dans le premier dispositif, au niveau de l'anode, des cathodes secondaires résultant du fait que certaines lignes de force, après avoir pénétré dans le cylindre musculaire, ne prennent pas immédiatement la direction des génératrices, mais ressortent au contraire presque aussitôt hors de la substance contractile. Par contre, si l'uretère repose sur un conducteur électrolytique épais, le courant pénètre largement dans ce dernier ; en schématisant à l'extrême, on peut se représenter que les lignes de force, qui divergent à

partir de l'anode, traversent toutes l'uretère presque perpendiculairement à son grand axe et cheminent ensuite dans le conducteur électrolytique. Au niveau de la cathode, elles traversent à nouveau l'uretère, en convergeant vers le pôle négatif. On voit immédiatement que ce deuxième dispositif accroît, par rapport au premier, les pôles accessoires existant autour des pôles principaux : cathodes secondaires dans la région anodique, anodes secondaires dans la cathodique. Il en résulte une variation de l'efficacité de ces pôles comparée à celle des pôles principaux et ce simple fait permet de comprendre l'apparente inversion.

C'est d'ailleurs la considération si importante des pôles secondaires, qui, dans bien des cas suivants, permet d'expliquer des exceptions analogues.

Le muscle adducteur des valves de l'Anodonte concorde, par ses réactions électriques, avec la loi d'excitation du nerf moteur (1). A partir de la fermeture du courant, il s'établit une contraction tonique s'étendant à tout le segment interpolaire, mais prédominant manifestement dans la région cathodique. Inversement, à l'ouverture, la moitié anodique est celle qui se contracte le plus vigoureusement.

L'Holothurie est, pour l'étude des réactions des muscles lisses, un animal de choix, par le fait qu'il s'y rencontre, comme dans le tube dermo-musculaire des Annélides ou l'intestin des Vertébrés, des muscles circulaires et des muscles longitudinaux, mais ici morphologiquement bien distincts les uns des autres (2). Les longitudinaux conservent au repos un tonus important ; placés par deux points en contact avec les électrodes, ils présentent à la cathode une petite contraction de fermeture, durable, immobile et très localisée ; à l'anode, une dépression nette sous l'électrode, et, de part et d'autre, témoignant de l'existence de cathodes accessoires, une petite onde de contraction. La contraction de fermeture cathodique est également très localisée sur les muscles circulaires et ne cause,

(1) W. Biedermann. — *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, XCI, 1885 ; *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 199-200.

(2) W. Biedermann. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 399) ; *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 201-205.

par suite, qu'un raccourcissement inappréciable de l'ensemble du muscle, si l'excitation est faite par la méthode monopolaire, avec le pôle négatif différencié et le positif diffus. Au contraire, en excitant avec l'anode différenciée et la cathode diffuse, on a, pendant la fermeture du courant, un raccourcissement manifeste, bien que la région placée sous l'électrode positive reste nettement relâchée et forme une gouttière déprimée, de part et d'autre de laquelle se trouvent des zones contractées assez étendues, qui témoignent de l'activité de cathodes accessoires. De là résulte qu'avec l'excitation monopolaire anodique seule, il se produit un resserrement annulaire appréciable du corps de l'Holothurie au moment de la fermeture. En excitation monopolaire, le raccourcissement total des muscles longitudinaux à la fermeture, est aussi plus considérable en général pour l'excitation anodique que pour la cathodique. Il est bien évident néanmoins qu'on ne peut songer à envisager ces manifestations comme des exceptions à la loi normale d'excitation.

Des observations analogues ont été recueillies sur les muscles lisses de l'appareil masticateur d'*Echinus esculentus*. L'ensemble de ces expériences concordantes permettait à Biedermann (1) d'arriver à des conclusions très fermes, relativement à la validité de la loi de Pflüger pour le muscle lisse.

« En résumé, disait-il, la loi de Pflüger peut être considérée comme valable, bien qu'elle soit accompagnée de phénomènes jusqu'ici sans analogue sur le muscle strié ou le nerf. Dans tous les cas, la règle, établie d'une façon décisive, est que, *à la fermeture d'un courant suffisamment fort, il y a excitation, contraction à la cathode.*

« Comme fait digne de remarque, il est à noter que l'excitation de fermeture cathodique reste limitée, dans tous les cas, au point de sortie du courant et à son voisinage immédiat, sous forme d'une onde locale idiomusculaire (contraction durable de fermeture).

« En accord avec la loi polaire, les faits suivants ont été établis : *à la fermeture du courant, il ne se produit aucune excitation à l'anode, mais l'inhibition du tonus normal, tandis qu'à*

(1) W. Biedermann. — *Loc. cit.*, p. 418.

l'ouverture, il peut se produire à cette place, le cas échéant, une excitation. Toutefois, par excitation monopolaire anodique, il se produit presque toujours un très fort raccourcissement du muscle, mais on peut démontrer que l'excitation qui en est la cause ne part pas, à la fermeture du courant, de l'anode même, mais des régions voisines, par un mécanisme qui reste à étudier. »

Les expériences précédentes peuvent éclairer des cas plus complexes, où entrent en jeu deux systèmes de fibres lisses, croisés à angle droit, mais, cette fois, non isolables morphologiquement et fonctionnellement, à l'inverse des muscles d'Holothurie. Ainsi Fürst (1) a montré, par excitation unipolaire de la tunique dermo-musculaire du Lombric, que la fermeture anodique provoque un resserrement par contraction des muscles circulaires, la fermeture cathodique amenant, par contre, surtout un raccourcissement des fibres longitudinales par une onde de contraction durable et localisée à la cathode. Mais il s'est assuré que, dans le premier cas, il n'y a, sous l'anode même, pas trace de contraction, mais bien une inhibition du tonus normal et que le raccourcissement de l'ensemble des muscles circulaires est dû à l'activité de pôles accessoires périanodiques. Dans le second cas, en excitation cathodique, il a vu, sur les fibres circulaires comme sur les longitudinales, une petite onde de contraction, localisée au pôle négatif pendant le passage du courant. A l'ouverture, les réactions sont symétriques des précédentes ; en particulier, avec une cathode différenciée, il se produit souvent une contraction des muscles circulaires semblable à celle obtenue en excitation anodique, lors de la fermeture ; c'est-à-dire que l'excitation se manifeste, non pas sous la cathode même, mais de part et d'autre d'elle. Ces résultats sont valables pour la Sangsue et pour des Annélides marines, Arénicoles et Térébelles (2).

L'intestin des Vertébrés, sommairement étudié à ce point de vue par Schillbach (3), et plus complètement par Biedermann

(1) M. Fürst. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 367).

(2) W. Biedermann. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 399).

(3) Schillbach. — *Virchow's Archiv*, CIX, 1887.

et Simchowitz (1), est un autre cas d'organe musculeux à fibres se croisant à angle droit. Si on l'excite en plaçant à sa surface un pinceau anodique, l'autre électrode étant en un point quelconque du corps, on obtient, comme sur le Ver de terre, un resserrement annulaire persistant pendant le passage et disparaissant assez rapidement après l'ouverture. Parfois il se produit, en outre, des ondes péristaltiques de part et d'autre de l'anode. En excitant, au contraire, avec une cathode différenciée, les manifestations sont assez variables selon l'espèce animale, ou même selon le segment intestinal considéré. Souvent on voit se former seulement une petite contraction de fermeture, très localisée, à la cathode. D'autres fois, comme l'a vu Lüderitz (2), il prend naissance une série d'ondes péristaltiques, se produisant toujours à une intensité plus faible que celles obtenues en excitation anodique, ce qui cadre bien avec la conception que ces dernières se produisent au niveau de cathodes accessoires, où la densité est beaucoup plus petite qu'elle ne l'est dans la région de la cathode instrumentale différenciée. Toutes ces manifestations sont, on le voit, extrêmement voisines de celles obtenues sur les Annélides et s'expliquent de la même façon, sans faire appel à une inversion véritable de la loi polaire, comme l'avait supposé Hillel Jofè (3).

En opérant sur le cœur des Vertébrés, Biedermann (4) a mis en évidence des effets parallèles à ceux obtenus sur le muscle lisse. Si l'on pose sur la surface d'un ventricule de grenouille deux fines électrodes et qu'on ferme le courant au début d'une systole, on voit, à cette systole et aux suivantes, un relâchement du muscle localisé au niveau de l'anode, tandis que rien d'anormal n'apparaît à la cathode. Au contraire, aux systoles suivant l'ouverture, on voit que la région cathodique ne participe pas à la contraction.

(1) W. Biedermann. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLV, 1889).

(2) C. Lüderitz. — *Pflüger's Archiv*, XLVIII, 1891, p. 1.

(3) Hillel Jofè. — Recherches physiologiques sur l'action polaire des courants électriques (*Thèse inaugurale*, Genève, 1889; citée d'après Biedermann, *Elektrophysiologie*).

(4) W. Biedermann. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, XIV (*Sitzungsber. der Wiener Akad.*, LXXXIX, 1884); *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 219.

Le cœur d'Invertébrés, tels que les Gastéropodes, présente également des phénomènes symétriques d'excitation et d'inhibition. Je reviendrai sur les résultats obtenus par Biedermann sur cet objet, en discutant les résultats de mes propres recherches. Auparavant, il est intéressant d'examiner si quelques faits montrent la possibilité de retrouver sur le muscle strié les effets d'inhibition qui apparaissent d'une façon si visible sur le muscle lisse et le muscle cardiaque, dans la région anodique à la fermeture, dans la cathodique à l'ouverture. Ce point est résolu, dans le sens de l'affirmative, si l'on s'adresse, comme l'a fait Biedermann (1), à un muscle en état de contraction durable, dans lequel, par conséquent, les effets de relâchement pourront, s'ils existent, se manifester dans toute leur ampleur. Un sartorius de Grenouille vératrinisé répond à un choc d'induction par une secousse comportant un long plateau tétanique ; si, pendant cette période, on fait passer dans le muscle le courant galvanique, la moitié anodique se décontracte visiblement ; au contraire, à l'ouverture du courant, c'est la moitié cathodique qui se relâche, l'autre revenant à son état primitif de contraction.

RECHERCHES PERSONNELLES

A. — Cœur des Gastéropodes Pulmonés.

Ainsi que le montre l'exposé précédent, il n'y a pas à envisager, dans les réactions du muscle au courant galvanique, uniquement des effets d'excitation ; il apparaît également des manifestations toutes différentes, des inhibitions liées d'une façon évidente aux modifications polaires du tissu considéré. L'étude expérimentale qui va maintenant être exposée mettra en évidence, avec la netteté d'un schéma, la symétrie remarquable avec laquelle s'opposent ces effets d'excitation et d'inhibition (2). De plus, l'objet qui a servi aux expériences, le cœur des Gastéropodes Pulmonés, présente, à première vue, une

(1) Biedermann. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, XVIII (*Sitzungsber. der Wiener Akad.*, XCII, 1885).

(2) L. Lapicque et H. Cardot. — *Soc. de biologie*, juillet 1909.
H. Cardot. — *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1909, n° 5.

exception des plus frappantes à la loi polaire de Pflüger, à tel point que j'avais tout d'abord envisagé le cœur de ces Mollusques comme présentant un exemple typique de l'inversion des actions polaires. Une analyse expérimentale plus serrée me permet de donner aujourd'hui une explication satisfaisante des phénomènes observés.

Structure anatomique de l'organe. — Le cœur des Gastéropodes Pulmonés est réduit à un tube contractile divisé en deux compartiments : une oreillette, qui se soude à la veine pulmonaire, et un ventricule, séparé de la première par un sillon auriculo-ventriculaire au niveau duquel la paroi se réduit à une mince couche conjonctive. Ce cœur, logé dans la chambre péricardique, est ainsi libre au milieu des tissus environnants et fixé seulement à ses deux extrémités, d'une part à la veine pulmonaire, d'autre part au tube digestif par la branche aortique qui enlace celui-ci.

L'examen microscopique montre que le myocarde des Mollusques est assez semblable à celui des Vertébrés inférieurs (1) : il est formé de travées musculaires, plus épaisses et plus serrées dans le ventricule que dans l'oreillette et réunies par du tissu conjonctif. Ces travées sont constituées par des fibres musculaires d'un faible diamètre, allongées, enchevêtrées les unes aux autres en un réseau compliqué. Ainsi qu'il est facile de s'en assurer, aucune des fibres musculaires de l'oreillette ne passe dans le ventricule ; toutes, au contraire, s'arrêtent au niveau du sillon auriculo-ventriculaire. Dans ces deux compartiments, leur direction générale est à peu près parallèle à l'axe longitudinal du tube cardiaque, ou peu oblique sur lui ; en aucun cas ne se constate un rebroussement de la direction analogue à celui existant à la pointe du ventricule chez les Vertébrés. Chaque fibre est constituée par une colonne sarcoplasmique axiale, plus ou moins développée, avec noyaux, et entourée d'une écorce contractile de fibrilles striées simples. Les stries ne se correspondent pas dans les différentes fibrilles, mais se reproduisent souvent, en passant de l'une à l'autre, avec un léger décalage ; il en résulte

(1) Marceau. — *Archives d'anatomie microscopique*, VII, 1904.

souvent, pour la fibre musculaire, un aspect de striation oblique (1).

Il est important, dans l'étude de l'excitabilité d'un organe, de savoir sur quelle espèce de tissu peut tomber l'excitation. Des travaux relativement récents admettent que le cœur de l'Escargot est un organe uniquement musculaire et dépourvu d'éléments nerveux (2). Il semble pourtant, à l'examen des principales recherches faites à ce sujet, que cette opinion doive être définitivement écartée et qu'il faille considérer l'excitation de cet organe comme celle d'un appareil neuro-musculaire. En effet, les expériences de A. J. Carlson (3) et de Ransom (4), les observations de Pompilian (5) ont nettement démontré l'existence de terminaisons nerveuses dans le cœur des Pulmonés, contrairement aux affirmations antérieures de F. Darwin (6), de Foster (7) et de Dew Smith (8). En revanche, l'existence d'un système ganglionnaire intrinsèque est plus douteuse : les seules données histologiques, à ma connaissance, ont été fournies par Dogiel (9) et Pompilian (5). Ces auteurs ont découvert dans le ventricule de l'Escargot des cellules unipolaires ou apolaires qui seraient, d'après leurs réactions histo-chimiques, de nature nerveuse. Somme toute, d'après ce rapide exposé de la question, on voit que toute conclusion, basée sur l'absence du tissu nerveux dans le cœur de l'Escargot, risquerait d'être entachée d'erreur. J'ai néanmoins placé mes expériences dans le chapitre de l'excitation musculaire, pour la raison que la répartition du courant à l'intérieur du tissu est totalement différente de celle qui est réalisée dans un tronc nerveux. Et d'autre part, il est nécessaire, pour expliquer les résultats obtenus, de faire appel à des manifestations qui ont été observées dans l'excitation purement musculaire. Mais

(1) Marceau. — *Loc. cit.*
(2) J. Beyne. — *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1905.
(3) A. J. Carlson. — *American Journ. of Physiol.*, XIV, 1905, p. 16.
(4) Ransom. — *Journ. of Physiology*, V, 1885, p. 261.
(5) M. Pompilian. — *Soc. de biologie*, 1900, p. 185.
(6) Fr. Darwin. — *Journ. of Anatomy and Physiology*, X, 1876, p. 506.
(7) Foster. — *Pflüger's Archiv*, V, p. 191.
(8) Foster et Dew-Smith. — *Arch. der mikr. Anat.*, XIV, 1877, p. 317-321; *Stud. from the phys. Labor. in the Univ. of Cambridge*, 1875, p. 318.
(9) Dogiel. — *Archiv der mikr. Anat.*, XIV, 1877, p. 59 et XV, 1878, p. 95.

s'il m'est impossible de déterminer, dans les phénomènes qui vont être décrits, quelle part revient au muscle, et quelle revient au tissu nerveux, je tiens à faire remarquer qu'il ne faut pas se méprendre sur les conditions physiologiques des expériences et qu'il faut vraisemblablement voir dans les réponses du cœur de l'Escargot à l'excitation galvanique celles d'un appareil neuro-musculaire.

Technique. — Les expériences portant sur les réactions du muscle cardiaque à tel ou tel agent nécessitent, pour l'interprétation commode des résultats obtenus, un rythme initial régulier. Cette condition ne se trouve généralement pas réalisée sur le cœur du Mollusque *in situ*. On se rend compte, en effet, en observant les contractions cardiaques chez les Mollusques à test très mince et transparent, tels que les Vitrines, les Hyalines, les Physes, que leur rythme est essentiellement irrégulier et qu'il suffit de la plus légère excitation pour le faire varier dans des proportions considérables. Ce fait ne surprend aucunement, si l'on songe que le cœur est soumis, en outre des actions nerveuses possibles et probables, à des conditions mécaniques particulières. En expérimentant sur un cœur isolé et suspendu par une de ses extrémités, l'autre portant un poids variable, on constate, conformément à des résultats déjà énoncés par Carlson (1) et Schœnlein (2) pour le cœur de certains Invertébrés, que le rythme s'accélère au fur et à mesure que la tension longitudinale croît; ceci jusqu'à une certaine limite, au delà de laquelle il se produit, au contraire, un ralentissement rapide. J'ai également vérifié, sur le cœur isolé, d'anciennes expériences de Biedermann (3) qui montrent que le rythme s'accélère d'abord quand la pression intracardiaque augmente; puis, à partir d'une certaine valeur de pression, il se ralentit, et le cœur ne tarde pas à s'arrêter en systole. Or le cœur *in situ* est pour ainsi dire suspendu dans la chambre péricardique, entre l'orifice de la veine pulmonaire et l'aorte, c'est-à-dire entre deux points dont l'écartement varie avec le degré d'extension ou de rétraction de l'animal. De même, la quantité

(1) A. J. Carlson. — *American Journ. of Physiol.*, XII, 1905.
(2) Schœnlein. — *Zeitschr. f. Biol.*, XXX, 1894, p. 187.
(3) W. Biedermann. — *Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss.*, 1884.

de sang qui arrive à l'oreillette dépend énormément des mouvements de l'Escargot : ainsi, au moment de la rétraction, les sinus vasculaires des régions pédieuse et céphalique tendent à s'oblitérer et le sang afflue au cœur. On comprend donc que la tension longitudinale, la pression intracardiaque, et par suite le rythme des contractions, soient éminemment variables sur l'animal normal. Ce sont donc presque toujours des cœurs excisés et complètement isolés qui ont été utilisés.

Il est encore une autre condition qu'il importe de réaliser pour obtenir un rythme bien régulier. En raison d'une indépendance fonctionnelle assez considérable (on a vu ci-dessus qu'aucune fibre musculaire ne franchit le sillon auriculo-ventriculaire), l'oreillette et le ventricule peuvent pulser l'une par rapport à l'autre d'une façon tout à fait quelconque. Si, dans les conditions normales et chez l'animal au repos, chaque systole auriculaire est suivie d'une systole ventriculaire, il suffit d'excitations même légères pour opérer un véritable décrochement des deux rythmes, celui de l'oreillette étant, en général, le plus accéléré. Pratiquement, le ventricule, beaucoup plus musculeux que l'oreillette, se prête davantage à la méthode graphique. Tous les tracés qui suivent se rapportent ainsi à des ventricules isolés après ligature des régions aortique et auriculo-ventriculaire, et maintenus en extension suffisante pour qu'ils pulsent assez rapidement, le rythme dépendant, comme il est dit plus haut, de la tension longitudinale du muscle. La préparation est en général immergée, en tout ou en partie, dans une solution physiologique qui a été choisie empiriquement comme celle assurant la plus longue survie (jusqu'à quarante-huit heures) des cœurs qui y sont placés. Cette solution renferme, par litre, 5 grammes de chlorure de sodium et 0 gr. 01 de chlorure de calcium.

Les systoles peuvent être enregistrées au moyen d'une pince de Marey dont la pièce mobile, en aluminium, a été allégée le plus possible. Mais il est préférable d'utiliser un simple levier très léger dont la petite branche tend à déprimer le muscle, fixé à ses extrémités auriculaire et aortique : on enregistre, avec ce dispositif, les variations toniques du ventricule ; la plupart des graphiques suivants sont obtenus par ce

procédé et se rapportent en général au ventricule d'*Helix pomatia*; mais tous les résultats acquis sur ce muscle ont été recherchés et retrouvés sur l'oreillette, et sur le cœur de quelques autres Pulmonés terrestres : *Arion rufus*, *Limax maximus* et *flavus*, *Helix aspersa*.

Résultats. — Il sort de mon programme actuel de m'arrêter sur les réponses du muscle aux chocs d'induction ou au courant induit. Il faut signaler pourtant qu'en amenant l'excitation par deux électrodes identiques, constituées par les cuillerons de la pince de Marey, des séries de chocs d'induction très rapprochés produisent, conformément aux expériences de Foster seul (1) et de Foster et Dew-Smith (2) sur le cœur pulsant d'Hélice ou d'Anodonte, de l'inhibition pour les intensités faibles, et de l'excitation, de la tétanisation, pour les intensités fortes. Dans les cas de deux secousses induites par fermeture et ouverture très rapprochées du circuit primaire, on passe, avec des excitations d'intensités croissantes, de l'absence de tout effet à des effets manifestes d'inhibition ; souvent on obtient ensuite des excitations amenant une extrasystole suivie d'une très longue diastole ; au delà enfin, on obtient la contraction permanente du muscle; le plus fréquemment, d'ailleurs, on passe d'emblée de l'inhibition pure et simple à la systole durable. Dans la zone des intensités où se manifeste seulement l'inhibition, on constate avec des chocs d'induction rapprochés que les effets inhibiteurs des différentes excitations s'ajoutent les uns aux autres. Enfin, en espaçant les secousses de fermeture et d'ouverture, on s'aperçoit que la seconde est prépondérante dans la production de l'inhibition. De ces résultats obtenus sur les Pulmonés terrestres, je ne veux, pour l'instant, tirer qu'un enseignement, qui est le suivant : l'ensemble des faits réunis par A. J. Carlson (3), Foster (4), Dew-Smith (5), Schœnlein (6),

(1) Foster. — *Pflüger's Archiv*, V, 1872.

(2) Foster et Dew-Smith. — *Studies from the phys. laboratory in the Univ. of Cambridge*, 1875.

(3) A. J. Carlson. — *Science*, XVII, 1903, p. 548.

(4) Foster. — *Loc. cit.*

(5) Foster et Dew-Smith. — *Proceeding of the Royal Soc. London*, XXIII, 1875.

(6) Schoenlein. — *Zeitschr. für Biol.*, XXX, 1894, p. 187.

Ransom (1) montre que le cœur des Mollusques appartenant aux groupes les plus divers, et de certains Tuniciers et Décapodes, répond aux courants induits d'une façon analogue à celle qui vient d'être décrite pour les Pulmonés terrestres, c'est-à-dire par un mélange d'excitation et d'inhibition, qui a, d'ailleurs, été parfois interprété à tort comme une excitation suivie de repos compensateur (1). Cette similitude dans les réponses au courant induit permet de supposer que les faits acquis pour l'excitation galvanique du cœur des Pulmonés terrestres, faits qui vont être décrits maintenant, sont susceptibles d'être généralisés dans des groupes zoologiques assez divers.

Dans l'excitation du muscle cardiaque pulsant, par fermetures et ouvertures brusques de courants constants, les résultats obtenus ont été d'une irrégularité et d'une imprécision extrêmes, tant que l'excitation était amenée par deux électrodes identiques placées au contact du cœur, et quelles que soient, d'ailleurs, les positions respectives de ces électrodes. En enregistrant, par le procédé indiqué ci-dessus, les variations de la tonicité du muscle, on obtenait, sur le tracé, tantôt une extrasystole suivie d'une pause diastolique plus ou moins allongée, tantôt, uniquement, des effets inhibiteurs; parfois le passage d'un courant constant provoquait l'accélération du rythme, d'autres fois, au contraire, son ralentissement; et ces différentes réactions se succédaient, se mélangeaient d'une manière absolument quelconque, impossible à prévoir à l'avance.

Au contraire, en différenciant les deux électrodes selon le procédé dit d'excitation unipolaire, les réponses obtenues ont été rigoureusement les mêmes avec toutes les préparations et susceptibles d'être prévues *a priori*.

Le dispositif expérimental était alors le suivant (fig. 33). Le ventricule, ligaturé à ses deux extrémités, auriculaire et aortique, est placé verticalement de telle sorte que sa moitié inférieure soit seule immergée dans la solution physiologique. L'électrode différenciée *a* est constituée par un fil d'argent

(1) Ransom. — *Journ. of Physiol.*, V, 1885, p. 261.

chloruré touchant la partie supérieure du ventricule par une surface de contact aussi petite que possible. Un deuxième fil d'argent aboutit à la solution physiologique, qui baigne la moitié inférieure de l'organe et représente l'électrode à large surface de contact. Ces deux électrodes sont reliées à deux lames de zinc amalgamé plongeant dans une gouttière remplie d'une solution de sulfate de zinc. L'une de ces lames, A, correspon-

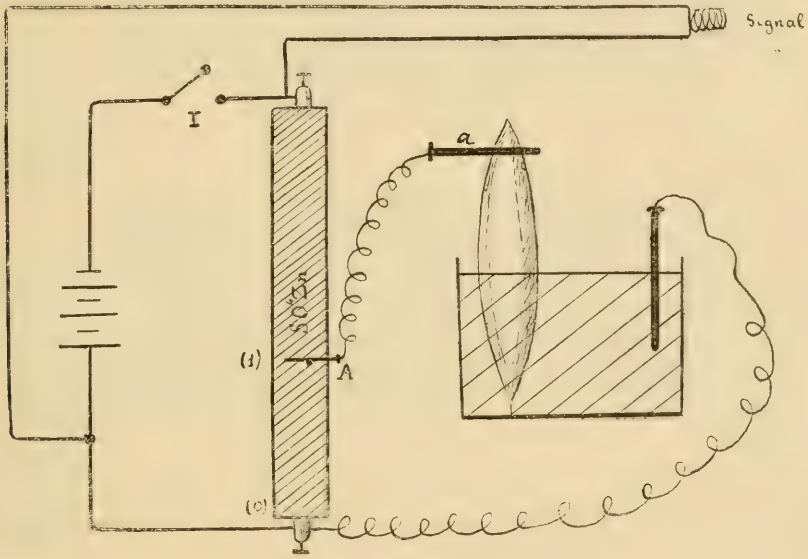


Fig. 33.

dant à l'électrode à petite surface, peut être déplacée dans la gouttière, l'autre lame étant fixée à l'une des extrémités. La gouttière est reliée par ses deux extrémités aux bornes d'un accumulateur (f.e.m. 2^v). Ce dispositif permet donc d'avoir entre les deux lames de zinc une différence de potentiel qui augmente avec leur écartement. Le courant est fermé ou ouvert à l'aide d'un interrupteur I ; l'inscription de ces opérations est effectuée par un signal branché en dérivation sur le circuit.

Les effets obtenus à l'aide de ce dispositif d'excitation peuvent être d'une grande pureté ; la condition nécessaire et suffisante est la différenciation maxima des deux électrodes. Chaque fois que l'expérience n'était pas absolument nette, il a toujours suffi, soit de diminuer la surface de contact de l'électrode diffé-

renciée avec le cœur, soit, au contraire, d'augmenter celle de l'électrode diffuse, c'est-à-dire d'immerger une partie plus considérable de la préparation, pour obtenir des réactions pures et constamment identiques à elles-mêmes.

1° *Excitation avec l'anode comme électrode différenciée.* — On opère des passages de courants rectangulaires d'intensité convenable : f.e.m. $< 0^{v}.5$; le circuit d'excitation ne comporte pas d'autre résistance que la préparation et la solution qui la baigne.

On constate alors, dans le cas où l'électrode différenciée est l'anode, et en agissant sur le cœur pulsant, que la fermeture donne lieu à une systole supplémentaire. Il est même possible, l'excitation de fermeture tombant à un moment propice, d'obtenir la fusion des deux systoles.

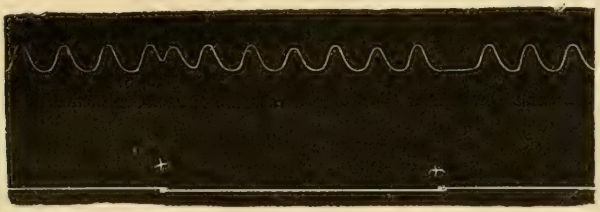
Pendant la durée de passage du courant, si elle n'est pas prolongée d'une manière exagérée et si l'intensité n'est pas trop forte, le rythme cardiaque ne semble pas sensiblement modifié ; mais avec des courants plus intenses, on obtient parfois pendant toute la durée du passage une accélération du rythme.

A l'ouverture, il se produit, non pas une excitation, mais, au contraire, une inhibition, c'est-à-dire une pause diastolique plus ou moins allongée (fig. 34, *a*).

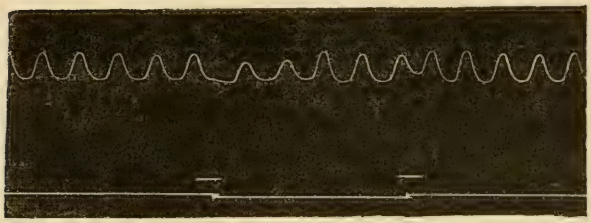
2° *Excitation avec la cathode comme électrode différenciée.* — Les phénomènes sont, quand l'électrode particulière est négative, exactement inverses de ceux qui viennent d'être rapportés ; c'est-à-dire que la fermeture provoque l'inhibition du muscle cardiaque, que l'ouverture produit l'excitation, d'où la possibilité d'obtenir des systoles bigéminées. Comme dans le premier cas, le rythme ne semble pas altéré pendant le passage du courant (fig. 34, *b*), à condition que l'intensité ne soit pas trop forte ; sinon, il est considérablement ralenti, et même le cœur peut rester relâché en diastole pendant tout le temps que passe le courant.

Une fois ces faits observés, il n'y a eu aucune difficulté à obtenir à volonté uniquement, soit l'un, soit l'autre des effets inhibiteur ou excitateur, le problème se trouvant ramené à supprimer ou l'effet de la fermeture du courant ou l'effet

de l'ouverture. On peut obtenir ce résultat en remplaçant les courants rectangulaires par des courants s'établissant par une pente ascendante très douce, et terminés par une ouverture



a, l'électrode différenciée est l'anode.



b, l'électrode différenciée est la cathode.

Fig. 34. — Fermetures et ouvertures de courants rectangulaires ; ventricule d'*Helix pomatia*.

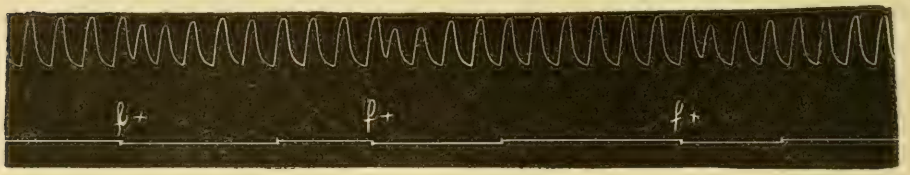
brusque, ou par des courants à fermeture brusque et se continuant par une pente descendante très douce. Ceci revient pratiquement, après avoir fermé le circuit en I (fig. 33), à faire glisser la lame A de la position 0 à la position 1, puis à rouvrir le circuit ; ou bien, A étant au préalable dans la position 1, à fermer en I et à amener A de 1 à 0 ; puis à rouvrir en I, alors que le courant a déjà cessé de passer dans le circuit d'excitation. Cette manière de faire permet de repérer sur le tracé, à l'aide du signal, la durée du passage du courant, mais non sa forme. Pratiquement, étant donnée la lenteur de l'objet mis en expérience, les variations de l'intensité du courant et, par suite, les déplacemente de la lame A devront être très réguliers et très lents. Il résulte, en effet, des expériences de L. Lapicque (1) et de K. Lucas (2) que des muscles à con-

(1) L. Lapicque. — *Soc. de biologie*, décembre 1907 et janvier 1908.
(2) Keith Lucas. — *Journ. of Physiology*, décembre 1907.

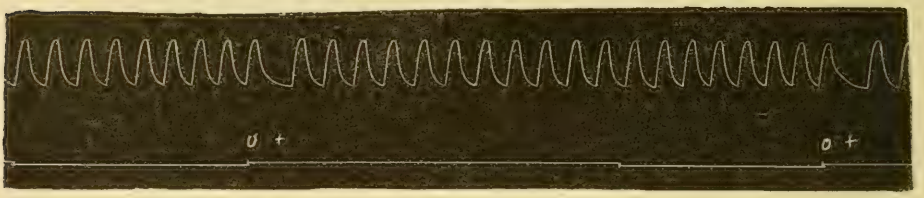
traction lente, c'est-à-dire à grande chronaxie sont, pour des courants à variation lente, excités plus facilement que des muscles à petite chronaxie.

L'inefficacité ne sera donc réalisée, dans le cas particulier de nos expériences, qu'avec des pentes très faibles du courant.

Nous reproduisons ici les différents cas réalisés en suppri-



a, excitations de fermeture.



b, excitations d'ouverture.

Fig. 35. — Excitations avec l'anode différenciée ; ventricule d'*Helix pomatia*. En raison du dispositif décrit dans le texte, dans cette figure et les suivantes, le signal indique à la fois la fermeture et l'ouverture du courant; en réalité, c'est seulement soit l'une, soit l'autre qui doit être prise en considération.)

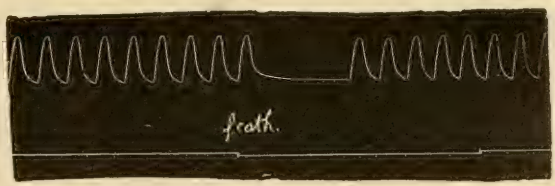
mant soit l'excitation d'ouverture, soit celle de fermeture. Les résultats peuvent se résumer de la façon suivante :

Anode différenciée...	Fermeture	excitation	fig. 35, *a*.
	Ouverture.....	inhibition	fig. 35, *b*.
Cathode différenciée.	Fermeture.....	inhibition	fig. 36, *a*.
	Ouverture.....	excitation	fig. 36, *b*.

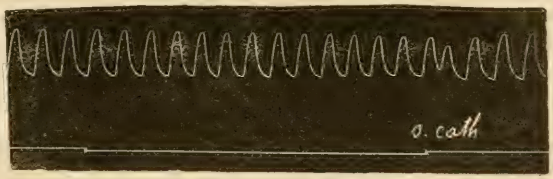
On voit donc qu'on arrive à une dissociation parfaite des deux manifestations, et, par conséquent, que les effets d'inhibition sont, de la même façon que les effets d'excitation, sous l'influence de la pente du courant.

Cette analyse expérimentale montre la possibilité d'obtenir à volonté un effet ou l'autre par une différenciation convenable des électrodes et en employant des passages de courant d'une

forme telle que seule la fermeture soit efficace, ou que seule l'ouverture le soit. On arrive donc à la conclusion que *les effets d'excitation se manifestant à la fermeture quand l'électrode à petite surface est positive, à l'ouverture quand elle est négative, ne sont pas, avec l'organe étudié, les seuls qui se manifestent lors de l'excitation électrique : ils sont accompagnés d'effets antagonistes d'inhibition se présentant également comme des actions polaires.* On voit, en se reportant à l'exposé historique par lequel le chapitre débute, que cette constatation n'est pas absolument nouvelle. Néanmoins, l'intérêt que présente à ce point de vue l'organe que nous avons étudié est considérable, puisqu'il est possible d'effectuer une séparation absolue de ces effets contraires et l'obtention de chacun d'eux avec une pureté complète.



a, excitations de fermeture.



b, excitations d'ouverture.

Fig. 36. — Excitations avec la cathode différenciée : ventricule d'*Helix pomatia*.

On conçoit, dès lors, la grande variabilité des réponses obtenues quand les surfaces de contact des deux électrodes ne sont pas très différentes l'une de l'autre, ceci sans rien préjuger, d'ailleurs, quant à la localisation polaire des manifestations observées. En effet, dans le cas de deux électrodes égales, à chaque fermeture ou à chaque ouverture, l'excitation à un pôle est accompagnée d'une inhibition non négligeable à l'autre pôle, et les deux phénomènes pourront interférer d'une manière quelconque. Au contraire, dans le cas d'électrodes très inégales, comme dans les expériences précédentes, il est vraisemblable que les manifestations qui se passent à l'un des pôles — il faudra préciser lequel — deviennent négligeables vis-à-vis de celles qui siègent à l'autre. Il est bien probable que la pause compensa-

trice, observée après les extrasystoles par Schœnlein (1) chez l'Aplysie, par Ransom (2) chez les Céphalopodes, tient simplement à un mélange de deux effets inhibiteur et excitateur, exactement comme cela se voit souvent dans l'excitation bipolaire du ventricule de l'Escargot.

Une question restait, toutefois, à résoudre : les effets d'inhibition obtenus auraient pu être dus à la mise en jeu d'un appareil nerveux localisé. J'ai cherché à résoudre ce point en déplaçant l'électrode particulière, tantôt vers le sillon auriculo-ventriculaire, tantôt au contraire vers l'extrémité aortique du cœur. En aucun cas, les réactions n'ont été modifiées par un tel déplacement. De même, rien n'est altéré dans les phénomènes précédents, quand le cœur est laissé *in situ*, le péricarde étant simplement incisé pour permettre de placer sur la paroi du ventricule le fil d'argent chloruré fonctionnant comme électrode à petite surface, le contact du cœur et des tissus environnants étant pris comme électrode à large surface. On constate ainsi, lorsque l'électrode différenciée est positive, une systole ventriculaire surnuméraire à la fermeture du courant, un relâchement diastolique à l'ouverture; inversement, avec la cathode différenciée : arrêt momentané des pulsations après la fermeture, extrasystole à l'ouverture. Avec cette manière d'opérer, il est aisé de s'assurer, de plus, que l'oreillette se comporte exactement comme le ventricule, c'est-à-dire que ses réactions sont, en tous points, celles qui viennent d'être énoncées ci-dessus. Par conséquent, à part la différenciation des électrodes, les résultats semblent bien être indépendants des contingences expérimentales, et, en outre, *les effets d'inhibition ne résultent pas de la mise en jeu d'un appareil inhibiteur local, mais correspondent à une propriété de l'ensemble de la paroi cardiaque.*

La symétrie qui se manifeste d'une façon frappante dans ces expériences, entre l'inhibition et l'excitation, ne se poursuit pas pourtant jusqu'aux limites extrêmes de l'analyse expérimentale. On aurait pu en effet supposer que le muscle était d'autant plus apte à présenter de l'inhibition que son tonus était initialement plus considérable, alors qu'il répondrait, au

(1) Schoenlein. — *Zeitschr. für Biol.*, XXX, 1894, p. 187.
(2) Ransom. — *Journ. of Physiol.*, V, 1885, p. 261.

contraire, fortement à une action excitante quand il était très relâché. De fait, en s'adressant à un ventricule d'Escargot contracturé par une violente excitation mécanique ou par un procédé qui consiste à le distendre brusquement en augmentant la pression à l'intérieur de sa cavité, j'ai constaté, après Biedermann (1), qu'on n'obtient plus, bien entendu, que les actions

Fig. 37. — Excitations de fermeture et d'ouverture avec la cathode différenciée, agissant sur un ventricule contracturé d'*Helix pomatia*.

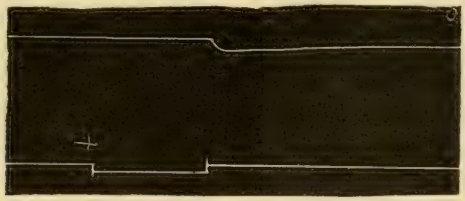


Fig. 38. — Excitations de fermeture et d'ouverture avec l'anode différenciée : ventricule contracturé d'*Helix pomatia*.

inhibitrices ; c'est-à-dire que, comme les figures 37 et 38 le mettent en évidence, la fermeture du courant produit, quand l'électrode à petite surface est la cathode, une considérable diminution du tonus, qui persiste pendant le passage, si l'intensité est suffisante ; à l'ouverture, le ventricule revient à l'état contracturé primitif. Au contraire, dans le sens inverse du courant, la fermeture, qui sur le cœur pulsant donne une contraction, reste ici absolument sans effet, alors que l'ouverture fait apparaître un très visible relâchement ventriculaire, qui persiste quelques secondes. En augmentant l'intensité des excitations, on constate que les effets restent identiques à eux-mêmes dans la zone des courants forts. D'après ceci, il était donc intéressant de rechercher s'il existait pour ces deux sortes d'actions, excitatrice et inhibitrice, en se plaçant

1) W. Biedermann. — *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 221.

très peu au-dessus du seuil des effets correspondants, des périodes réfractaires s'étendant à telle ou telle partie de la révolution cardiaque; et, si oui, de comparer les posi-

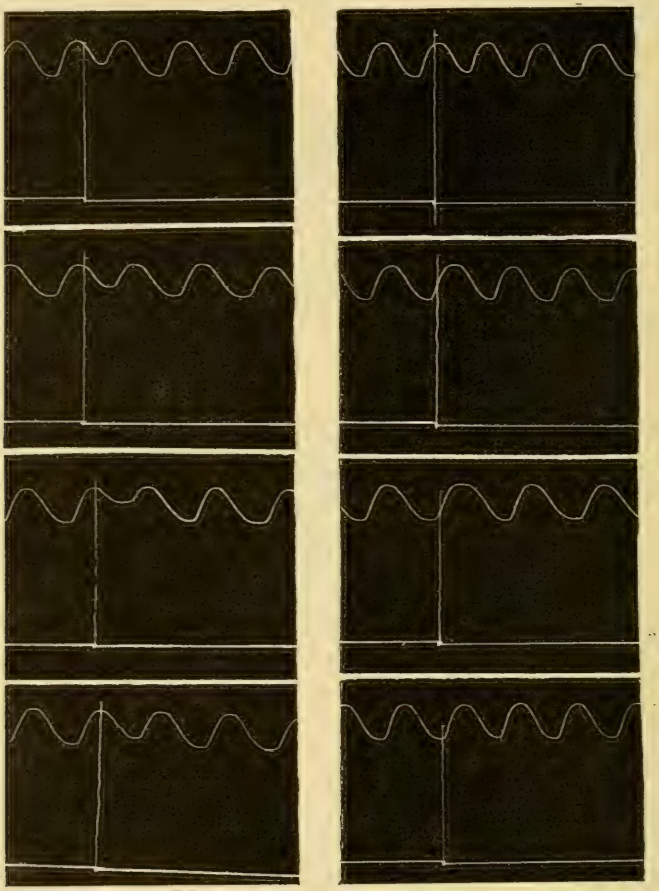


Fig. 39. — Fermetures avec l'anode différenciée : ventricule d'*Helix pomatia*. (Ces tracés et les suivants mettent en évidence la période réfractaire.)

tions de ces deux périodes réfractaires, l'une par rapport à l'autre. En employant des excitations de fermeture, quand l'électrode différenciée est l'anode, et d'ouverture quand elle est la cathode, on se rend compte qu'elles sont inefficaces lorsqu'elles tombent dans l'intervalle de temps séparant le début de la systole du maximum de contraction; elles ont, au contraire, leur maximum d'effet dès le début du relâchement et dans

la première partie de la diastole (fig. 39 et 40). D'autre part, en faisant usage des excitations symétriques des précédentes : ouverture avec électrode différenciée positive, fermeture avec électrode différenciée négative, il est facile de constater, pour ces actions inhibitrices, l'existence d'une période réfractaire; à l'inverse de ce qu'on aurait pu supposer *a priori*, — et c'est là que la symétrie constatée jusqu'ici entre l'inhibition et l'excitation ne se poursuit plus, — cette période coïncide exactement avec la première (fig. 41 et 42). Bien entendu, dans les deux cas, la période réfractaire devient de plus en plus étroite au fur et à mesure que croît l'intensité des excitations.

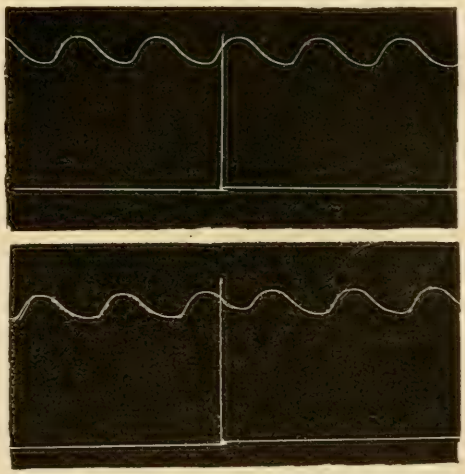


Fig. 40. — Ouverture avec la cathode différenciée; ventricule d'*Helix pomatia*.

Pour le sujet traité dans ce travail, le point le plus important à retenir est le suivant : *les réponses du cœur de l'Escargot à l'excitation galvanique semblent totalement en opposition avec la formule d'excitation de Pflüger, si l'on admet que l'électrode à petite surface a la prépondérance dans l'excitation* ; en effet, s'il en était ainsi, ce seraient donc la fermeture anodique et l'ouverture cathodique qui seraient les agents de l'excitation du muscle. Moi-même, j'ai considéré, à un certain moment, qu'il s'agissait effectivement d'une exception réelle à la formule normale d'excitation (1). Mais n'a-t-on pas vu, d'après l'exposé historique, que de simples modifications dans la distribution du courant à l'intérieur d'un tissu suffisent à altérer la loi d'excitation, sans qu'on puisse songer aucunement à une inversion véritable des actions polaires? N'a-t-on pas ici quelque chose de semblable? Il est permis de le croire et, pour élucider

1) H. Cardot. — *Loc. cit.*

cette question, il importe d'étudier ce qui se passe quand la répartition du courant à l'intérieur de l'organe vient à être modifiée. Par exemple, adressons-nous, cette fois, à l'excitation bipolaire faite par deux électrodes placées, l'une dans la région auriculaire, l'autre dans la région aortique d'un ventricule suffisamment ralenti pour permettre de suivre la propagation de la contraction. On voit alors, conformément

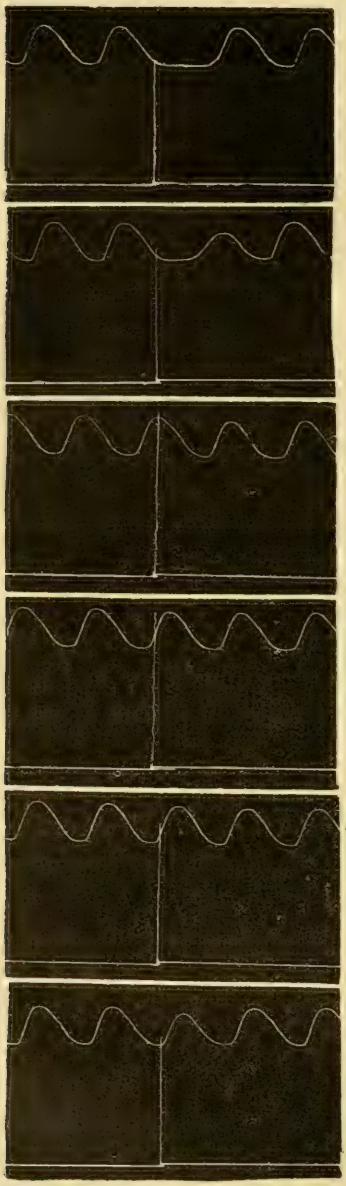


Fig. 41. — Ouvertures avec l'anode différenciée ; ventricule d'*Helix pomatia*.

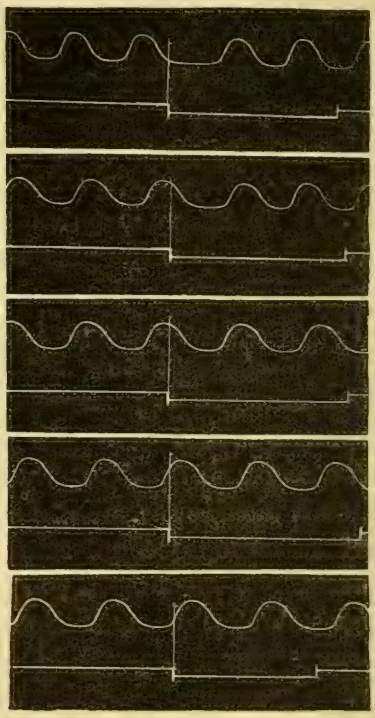


Fig. 42. — Fermetures avec la cathode différenciée ; ventricule d'*Helix pomatia*.

l'ailleurs aux affirmations de Foster et de Dew-Smith (1), la

(1) Foster et Dew-Smith. — *Stud. from the physiol. Lab. in the Univ. of Cambridge*, 1875, p. 318-343.

contraction due à la fermeture du courant constant partir de la cathode et progresser vers l'anode, tandis qu'inversement celle d'ouverture va de l'anode à la cathode. Et si l'on ajoute que Biedermann (1), en opérant de la même façon sur un cœur d'Escargot contracturé, a constaté à la fermeture un relâchement diastolique partant de l'anode et se dirigeant vers la cathode, on ne peut plus guère douter que la fibre cardiaque des Mollusques ne se comporte d'une façon normale, quant à ses réponses à l'excitation galvanique, et il faut penser que l'exception obtenue en employant deux électrodes à surfaces de contact très dissemblables est plus apparente que réelle. Effectivement, en examinant à la loupe binoculaire le ventricule excité dans ce dernier dispositif, on peut constater, à la fermeture du courant avec l'anode différenciée, que si l'ensemble de l'organe se contracte, il reste, au contact immédiat de l'électrode positive et du tissu, une petite plage ne semblant pas participer à la contraction ; au contraire, avec l'électrode différenciée négative, il se dessine, sous la cathode, une contraction de fermeture extrêmement localisée, alors que le reste du ventricule se maintient en diastole. Dès lors, comment traduire ces manifestations autrement que de la façon suivante : lorsque l'électrode différenciée est négative, la contraction de fermeture, qui se produit au point de sortie du courant hors de l'organe, reste très localisée, parce que, partout ailleurs, les effets inhibiteurs des anodes physiologiques l'emportent sur les effets excitateurs des cathodes et préviennent la propagation de l'excitation ; inversement, lorsque l'électrode différenciée est positive, le muscle reste relâché au point d'entrée du courant, conformément à la loi de Pflüger, mais partout ailleurs, l'effet des cathodes physiologiques a la prépondérance sur celui des anodes, et les fibres se contractent. Or, dans quelles conditions s'obtiennent ces apparences paradoxales ? Précisément quand l'une des électrodes instrumentales est punctiforme et l'autre à très large surface, c'est-à-dire quand les fibres musculaires sont coupées transversalement ou

(1) W. Biedermann. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, XIV (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXXIX, 1884) ; *Elektrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 222.

obliquement par un faisceau de lignes de force très divergentes. Cette condition revient à la suivante : à l'inverse de ce qui se passe quand les lignes de force sont presque parallèles les unes aux autres et parallèles à la direction générale des fibres, la plupart de ces lignes abordent ici chacune des fibres pour en ressortir presque aussitôt; il en résulte qu'autour de l'électrode physiologique correspondant, sur une fibre donnée, à l'électrode instrumentale différenciée, se forment des électrodes accessoires du signe opposé. Dès lors, il ne faut pas s'étonner de voir apparaître des phénomènes perturbateurs dus à ces pôles accessoires. Ces perturbations consistent essentiellement en ce qu'il se produit des contractions autour de l'anode physiologique, quand l'électrode différenciée est positive, et, quand celle-ci est négative, une inhibition autour de la cathode physiologique. Ces faits et l'explication que j'en donne cadrent entièrement avec le cas, exposé par Biedermann (1), de l'uretère excité *in situ*, ou hors de l'organisme sur un épais conducteur électrolytique : l'inversion apparente de la loi polaire doit relever, dans ces divers cas, exactement des mêmes causes. On doit donc s'attendre à trouver, sur différents organes, des exceptions apparentes à la loi normale d'excitation, avec une disposition convenable des électrodes, chaque fois que, sur les organes étudiés, les effets d'inhibition sont faciles à obtenir.

J'exposerai encore ici brièvement les réactions de deux autres muscles lisses à l'excitation galvanique ; il s'agit de rétracteurs céphaliques et de la sole pédieuse de certains Gastéropodes Pulmonés.

B. — Rétracteurs céphaliques de *Limax flavus*.

Ces deux muscles à fibres parallèles naissent, chez les Limaciens, d'un tronc commun dont la racine dorsale représente le columellaire des Gastéropodes testacés. Ce tronc se dirige vers la partie antérieure et ventrale et se divise, à l'endroit où il est croisé par l'artère céphalique, en rétracteurs

1) W. Biedermann. — *Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 369; *Electrophysiologie*, 1re partie, 1895, p. 216-218.

céphaliques droit et gauche et en un troisième chef musculaire, le rétracteur pharyngien. La préparation de ces muscles est d'une grande facilité : on conserve la région dorsale du tégument où s'insère le tronc commun et l'on isole, après section du rétracteur pharyngien à son origine, les deux rétracteurs céphaliques, en posant à leur terminaison à la base des tentacules une solide ligature. On les sectionne alors entre la ligature et les tentacules. Le lambeau de tégument sur lequel s'insère le tronc commun est épinglé sur une planchette de liège, et l'extrémité libre de chaque rétracteur est reliée à un petit levier. A la suite de la dissection, les muscles présentent toujours une contraction tonique et il est nécessaire, avant d'opérer, de les laisser environ une heure au repos à l'abri de la dessiccation. Cette préparation réalise, pour le muscle lisse, les conditions de l'expérience d'Engelmann (1) sur le sartorius dédoublé à l'une de ses extrémités en deux chefs musculaires. Il suffit de placer les deux électrodes (fils d'argent chloruré) transversalement, l'une, par exemple la cathode, à l'extrémité du rétracteur droit, l'autre, l'anode, à l'extrémité du rétracteur gauche. On observe alors, en opérant avec des intensités croissantes, qu'il apparaît d'abord une contraction de fermeture du rétracteur droit, puis, pour une excitation plus forte, également une contraction du gauche, cette dernière due assurément à l'action de la cathode diffuse. A l'ouverture, on voit parfois une contraction du rétracteur gauche, alors qu'à droite rien de semblable ne se manifeste dans la limite des intensités utilisées.

C. — Sole pédieuse de l'Escargot.

Je signalerai simplement ici pour mémoire les réponses très nettes de la sole pédieuse de l'Escargot (*Helix pomatia*) quand on l'excite dans certaines conditions par le courant galvanique.

Un pied d'*Helix pomatia*, préparé avec ses nerfs selon le

(1) T. W. Engelmann. — *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft*, III, 1867, p. 445.

procédé indiqué par M. et L. Lapicque (1), est excité à l'aide de deux fils d'argent chloruré, l'un en contact avec les nerfs et fonctionnant comme électrode à petite surface, l'autre se comportant comme électrode diffuse, en contact avec la masse des tissus. Dans ces conditions, la contraction de fermeture apparaît à des intensités beaucoup plus faibles quand l'électrode nerveuse est négative que quand elle est positive. C'est donc là absolument le cas normal. Au contraire, si on fait porter l'excitation directement sur la sole pédieuse, à l'aide de deux fils d'argent chloruré croisant transversalement celle-ci, on note, à la fermeture du courant, un rétrécissement, un pincement du pied au niveau de l'anode. Inversement, à l'ouverture, c'est à la cathode qu'apparaît le rétrécissement. Le phénomène s'observe aussi d'une façon très nette sur l'Escargot intact, rampant à la surface d'une lame de verre, sur laquelle sont disposés deux fils d'argent parallèles servant d'électrodes. A la fermeture, l'animal rétracte le bord de son pied au niveau de l'anode ; à l'ouverture, le même phénomène se produit à la cathode.

Il suffit de se représenter quelle est la complexité de l'organe en question, formé de fibres enchevêtrées à trois directions principales : longitudinale, transversale et oblique, pour se convaincre qu'il serait illusoire de tenter de schématiser la répartition du courant vis-à-vis de ces diverses fibres. Mais il est permis de supposer qu'ici non plus il ne s'agit pas d'une exception réelle à la loi d'excitation, mais de manifestations dues à l'activité de pôles secondaires et provoquant la contraction de telles ou telles fibres rétractrices des bords du pied. C'est ainsi d'ailleurs que sur un autre organe musculeux complexe, l'intestin des Vertébrés, j'ai signalé plus haut, d'après Biedermann (2), qu'il se produisait à la fermeture du courant un resserrement à l'anode, c'est-à-dire quelque chose de complètement comparable à ce qui s'observe sur le pied de l'Escargot : et dans ce cas, une série de recherches sur des muscles analogues avait permis une explication conforme à la théorie de Pflüger.

(1) L. et M. Lapicque. — *C. R. Acad. des sciences*, 10 juillet 1911.

(2) W. Biedermann. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 399.

La considération d'organes à structure aussi complexe que ceux dont il vient d'être immédiatement question me semble peu intéressante lorsqu'il s'agit d'analyser le mécanisme des actions polaires. Aussi l'expérience précédente ne me paraît-elle pas avoir, au point de vue qui nous occupe, plus de signification que les observations faites par Nagel (1), que je rappelle ici pour mémoire. Cet auteur a constaté, sur des animaux aquatiques, principalement des Invertébrés, recevant au sein de leur milieu naturel l'excitation galvanique, des mouvements, des contractions, tantôt en accord, tantôt en désaccord avec la loi polaire. Tenir compte ici de cas aussi complexes pour infirmer la généralité de la loi de Pflüger me semble aussi hasardeux que d'expliquer par cette même loi, comme l'ont fait Blasius et Schweizer (2), l'orientation dans un champ électrique et la galvano-narcose chez les poissons.

CONCLUSIONS

L'étude critique des documents accumulés dans la littérature relativement à l'excitation galvanique du muscle et les recherches expérimentales que j'ai entreprises sur ce même sujet m'amènent à conclure que, *sur la fibre musculaire normale, l'excitation de fermeture se produit toujours au point de sortie du courant et celle d'ouverture au point d'entrée.* Cette proposition, admise à peu près sans contestation pour le muscle strié normal, peut, à première vue, paraître moins certaine quand on s'adresse au muscle lisse. Pourtant, toutes les fois que l'objet étudié se prête à une analyse expérimentale un peu serrée, c'est finalement à cette même conclusion qu'on aboutit. En particulier pour le cœur des Mollusques, qui semblait constituer une si frappante exception à la loi de Pflüger lorsqu'on utilisait le dispositif dit d'excitation unipolaire, la discussion précédente a montré qu'en réalité il importe de ne pas oublier que chaque fibre possède deux électrodes physiologiques et qu'il ne suffit pas que la cathode, par exemple,

(1) W. Nagel. — *Pflüger's Archiv*, LI, 1891, et LIII, 1893, p. 332.
(2) F. Blasius et F. Schweizer. — *Pflüger's Archiv*, LIII, 1893, p. 493.

soit l'électrode instrumentale différenciée pour que, dans les diverses fibres, les cathodes physiologiques l'emportent en action sur les anodes physiologiques. En effet, dans le cas envisagé, c'est exactement l'inverse qui se produit, en sorte qu'il est erroné de regarder l'électrode diffuse comme indifférente : c'est, au contraire, son influence qui est prépondérante dans tout l'ensemble du muscle, exception faite de la très petite portion située sous l'électrode différenciée. Cette réserve faite, mes expériences m'amènent à conclure qu'*à côté des excitations qui se produisent véritablement à la cathode physiologique pour la fermeture, à l'anode physiologique pour l'ouverture, il existe des actions antagonistes et symétriques des premières ; ces effets d'inhibition se présentent également comme des phénomènes polaires, prenant naissance à l'anode physiologique lors de la fermeture, à la cathode physiologique lors de l'ouverture, et dépendent, de la même façon, de la pente d'établissement ou de rupture du courant.* Pas plus que pour le nerf, il ne doit être question, pour le muscle normal, d'excitation de fermeture au pôle positif ou d'ouverture au pôle négatif.

Il reste à interpréter des faits bien connus, observés sur des muscles dégénérés ou mourants. Aeby (1) fut un des premiers à signaler sur le sartorius curarisé que l'excitation de fermeture, d'abord prépondérante vers un des pôles, pouvait, par vieillissement ou fatigue de la préparation, se déplacer vers le domaine polaire opposé. Et cet auteur, qui se refusait à voir dans l'excitation musculaire un processus limité à un des pôles, expliquait aisément ce phénomène par une diminution de l'excitation dans une des régions du muscle. Le résultat expérimental précédent a été, peu de temps après, confirmé par Engelmann (2). D'autre part, un grand nombre de faits analogues, dont il a été question dans un des chapitres précédents, ont été rassemblés par les électrothérapeutes sur des muscles dont les nerfs sont devenus inexcitables. Quelle explication donner de ce déplacement de l'excitation d'un pôle à l'autre? Faut-il donc admettre que, par exemple, l'excitation

(1) Ch. Aeby. — *Archiv für Anat., Physiol. und wissenschaftliche Medicin* 1867, p. 688

(2) Th. W. Engelmann. — *Archiv für Physiologie*, II, 1869, p. 314.

de fermeture, qui normalement se produit à la cathode, peut réellement avoir son siège à l'anode dans certaines conditions pathologiques ? Le fait pourrait paraître acceptable si l'on admettait que, sur le muscle normal, l'excitation de fermeture à l'anode existe, mais plus faible que l'excitation cathodique et n'apparaissant qu'à des intensités plus élevées : une simple variation quantitative, une augmentation de l'effet de cette fermeture anodique serait chose acceptable. De fait, certains auteurs (1) ont admis, sous l'impulsion des idées de Bottazzi, qu'il y avait à distinguer, dans le muscle, le sarcoplasme et les fibrilles qui seraient antagonistes au point de vue de leurs réactions galvaniques, le premier étant excité par la fermeture anodique et les secondes par la fermeture cathodique. Ainsi les mucles lisses, riches en sarcoplasme, présenteraient fréquemment une réaction inverse de celle des muscles striés. Or ces derniers, en état de dégénérescence, perdent leur striation et reviennent à un état peu différencié, ce qui expliquerait l'apparition d'une formule d'excitation inverse de la normale.

Pour ingénieuse que soit cette explication, il ne me semble pas qu'elle s'impose de façon impérative et l'hypothèse de deux substances à réactions antagonistes me semble une complication injustifiée. D'abord, il n'est nullement démontré que le protoplasme indifférencié soit excité à l'anode par la fermeture du courant. Les renseignements fournis par l'excitation galvanique des Protistes ne sont pas concordants (2) et j'ai écarté leur étude de cet exposé, parce qu'il faudrait pour les discuter s'engager dans l'examen de questions très différentes de notre sujet, telles que la cataphorèse et le galvanotropisme. En second lieu, rien ne nous a montré, même dans l'excitation du muscle lisse, riche en sarcoplasme, qu'il se produise véritablement une excitation, à la fermeture, de quelque substance que

(1) G. Guerrini. — *Lo Sperimentale*, 1906.
J. Joteyko. — *Bull. Acad. Roy. de Médecine de Belgique*, 26 décembre 1903.
(2) Kühne. — *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*, 1864.
M. Verworn. — *Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 1, et XLVI, 1890, p. 267.
F. W. Bancroft. — *Pflüger's Archiv*, CVII, 1905, p. 535 ; *Journ. of Physiol.*, XXXIV, 1906, p. 444.

ce soit au niveau de l'anode physiologique. Enfin, si l'apparence d'inversion fréquemment observée sur les muscles lisses était réellement due à l'excitation sarcoplasmique, on concevrait mal que ce phénomène soit tellement dépendant de la position et de l'étendue des électrodes. D'ailleurs, il n'est pas difficile d'entrevoir d'autres explications qui font simplement appel à des variations quantitatives de l'excitabilité d'une seule et même substance et qui peuvent, dans une certaine mesure, s'appuyer sur des faits expérimentaux anciennement acquis. Il importe avant tout de ne pas perdre de vue que les fibres musculaires possèdent chacune deux électrodes physiologiques et que, même dans la région voisine de l'anode instrumentale, il existe des cathodes accessoires. Que l'excitabilité diminue plus fortement vers l'électrode instrumentale négative que vers la positive, et il se peut que la contraction apparaisse au niveau de ces cathodes accessoires de la région anodique avant d'apparaître du côté de la cathode instrumentale. Le lecteur a vu, dans l'exposé historique, qu'en lésant l'extrémité d'un sartorius ou en diminuant son excitabilité par la fatigue, la contraction à la fermeture du courant, si la cathode est sur la partie lésée ou fatiguée et l'anode sur la partie normale, se manifeste beaucoup plus fortement dans la moitié anodique que dans la cathodique. C'est là un exemple très clair d'une *inversion apparente simplement causée par une diminution locale de l'excitabilité.*

Il est vraisemblable que, dans bien des cas, le vieillissement ou la dégénérescence du muscle ne se produisent pas également vite en tous les points. Tel paraît bien être le cas des expériences récentes de Reiss (1).

Cet auteur admet que l'excitation de fermeture peut se produire aussi bien à l'anode qu'à la cathode, mais que normalement cette seconde électrode est la plus active. Mais il soutient qu'il peut se produire une inversion dans l'activité des deux pôles par une modification chimique de la substance excitable. Cette hypothèse s'appuie sur les observations suivantes. On excite un muscle, curarisé ou non, par une élec-

(1) E. Reiss. — *Die electrische Entartungsreaktion*, Berlin, J. Springer, 1911, p. 19-36.

trode punctiforme et par une électrode diffuse ; en immergeant la préparation dans des solutions de divers sels, on constate souvent, au bout d'un certain temps, que la secousse de fermeture est devenue plus forte avec l'anode différenciée qu'avec la cathode. Ce résultat ne pourrait dépendre, d'après l'auteur, d'une inégale excitabilité des différentes parties du muscle, car l'inversion subsiste quelle que soit la position de l'électrode différenciée à la surface de celui-ci. Pareille conception me semble tout à fait injustifiée et je suis, au contraire, très disposé à voir dans les expériences de Reiss une confirmation de l'hypothèse de l'inversion par inégale excitabilité des diverses régions de la masse musculaire. En effet, nous avons admis jusqu'ici, et avec la plus grande vraisemblance, qu'il existe au niveau de l'électrode différenciée des électrodes physiologiques accessoires du signe contraire, situées dans la profondeur du muscle. Par conséquent, en plongeant la préparation dans une solution diminuant l'excitabilité, c'est la région de l'électrode physiologique superficielle (correspondant à l'électrode différenciée) qui sera atteinte la première, alors qu'au niveau de l'électrode accessoire, profonde, l'excitabilité peut rester normale. Donc, quand l'électrode différenciée est négative, l'excitation de fermeture se produit dans une région hypoexcitable et son effet est très affaibli. Quand elle est positive, l'excitation a lieu à la cathode diffuse, profonde, c'est-à-dire dans une région restée relativement excitable, d'où la prédominance de F′ sur F. Ce qui renforce encore cette manière de voir, c'est que ce sont précisément les sels supprimant très rapidement l'excitabilité (sels d'ammonium et de potassium) qui provoquent, dans ces conditions, l'inversion de la formule d'excitation ; parfois, le phénomène se produit au bout de trois ou quatre minutes, et il semble complètement invraisemblable d'admettre que, dans un temps aussi court, la solution saline ait pu agir sur l'ensemble ou même seulement sur une part importante du tissu musculaire pour modifier sa composition chimique. Il est sûr, au contraire, que seules les parties très superficielles ont subi réellement l'action considérée. Les conditions réalisées sont donc optima pour créer des différences d'excitabilité, et, grâce à

ces dernières, une apparente inversion de la loi polaire d'excitation.

Enfin, il importe encore de remarquer, dans les conclusions de ce chapitre, que même si les modifications de l'excitabilité ont une égale intensité dans toute l'étendue de la masse musculaire, il est encore possible de comprendre le mécanisme des inversions par vieillissement ou dégénérescence, sans admettre que la loi de Pflüger se trouve en défaut.

Nous avons vu qu'il faut considérer, dans l'excitation musculaire, à la fois des actions excitatrices et des actions inhibitrices, symétriques l'une de l'autre. Les secondes sont surtout nettes sur les muscles lisses, mais ont été vues dans certains cas sur les muscles striés. Il n'est pas invraisemblable de supposer que la fatigue, la dégénérescence ne font pas varier dans le même sens l'aptitude du muscle à répondre aux variations excitantes du courant et celle de répondre aux variations inhibitrices. Considérons en particulier un muscle qui donne, à l'état frais, la réaction normale. S'il devient, en même temps que son excitabilité diminue, de plus en plus apte à répondre à des actions inhibitrices, il se peut que l'effet des anodes accessoires, existant toujours en plus ou moins grand nombre autour de la cathode instrumentale, suffise à bloquer et à circonscrire l'excitation qui, à la fermeture, prend naissance à la cathode; au contraire, autour de l'anode instrumentale, existent des cathodes accessoires à partir desquelles l'excitation de fermeture pourra toujours se propager librement vers les autres parties du muscle. Il faut peu de chose, une simple modification dans la distribution des lignes de force, pour obtenir, comme je l'ai montré sur le cœur de l'Escargot, l'un ou l'autre des deux effets, normal ou inverse; *il peut donc aussi suffire de très légères variations de l'excitabilité et de l'aptitude à répondre aux actions inhibitrices pour faire apparaître, par exemple dans la fatigue et le vieillissement, l'inversion apparente de la loi polaire.*

En résumé, *en coordonnant toutes les données relatives à l'excitation galvanique du muscle normal, il n'est pas possible de trouver une preuve positive, même une probabilité, de l'existence d'une excitation de fermeture à l'anode physiologique, ou d'ouver-*

ture à la cathode. Le muscle normal semble obéir, absolument comme le nerf, à la loi d'excitation de Pflüger. Dans ces conditions, il est bien hasardeux d'admettre, pour le muscle pathologique, une manifestation aussi surprenante qu'une inversion véritable de la loi polaire, d'autant que les inversions apparentes constatées dans ce cas peuvent s'expliquer par des considérations n'atténuant en rien la généralité des conceptions de Pflüger.

CHAPITRE V

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE COMPARATIVE DES EXCITATIONS CATHODIQUE ET ANODIQUE

Le fait essentiel qu'il faut retenir de tout l'exposé précédent est que l'excitation de fermeture se produit toujours au niveau de l'électrode négative, celle d'ouverture au niveau de l'électrode positive, qu'il s'agisse, semble-t-il, de préparations normales ou pathologiques.

Cette simple constatation permet déjà, au point de vue théorique, d'aboutir à une conclusion intéressante. On sait que Nernst (1) a posé en principe que l'excitation électrique a pour cause une polarisation de la fibre nerveuse ou musculaire, polarisation s'effectuant au niveau de membranes partiellement hémiperméables, à l'entrée du courant dans la fibre nerveuse et à sa sortie. C'est seulement au niveau de telles membranes perméables à certains ions, imperméables à d'autres, qu'il peut se produire, au sein du conducteur électrolytique, une variation de la concentration saline (Nernst) ou ionique (Ostwald), la diffusion intervenant d'ailleurs aussitôt en sens inverse. L'excitation se produirait au moment où la variation de concentration à la membrane atteindrait une valeur déterminée. Cette hypothèse s'est trouvée être très féconde et Lapicque (2) a montré qu'à condition d'introduire dans l'énoncé primitif certaines corrections, elle rendait parfaitement

(1) Nernst. — *Pflüger's Archiv*, CXXII, 1908, p. 275.
(2) L. Lapicque. — *Acad. des sciences*, 18 mai 1908; *Journ. de Physiol. et Pathol. gén.*, juillet 1908, et novembre 1909, p. 1046.

compte des faits expérimentaux, au moins de ceux relatifs à l'excitation de fermeture.

Or, à partir de la fermeture du courant, les ions chargés négativement se dirigent vers l'anode, les ions chargés positivement vers la cathode. Au niveau de l'électrode positive, les variations de concentration ionique à la membrane ne peuvent donc consister qu'en une augmentation de la concentration des ions négatifs et en une diminution de celle des ions positifs. Inversement, à la cathode, la concentration des ions positifs augmente, celle des négatifs diminue. L'excitation de fermeture, se produisant toujours à la cathode, ne peut dépendre que des variations de concentration correspondantes, c'est-à-dire de l'augmentation des ions positifs ou de la diminution des négatifs, et nullement des variations inverses (1).

A l'ouverture du courant, que la diffusion agisse seule pour faire disparaître les variations en question, ou qu'il se produise, conformément à l'idée de Cremer (2), une fermeture d'un courant de polarisation dans la fibre nerveuse considérée comme un conducteur à noyau, ce sont toujours, pour chaque pôle, les variations inverses de celles apparues à la fermeture qui vont s'accomplir. La secousse d'ouverture, ayant toujours pour point de départ l'anode, ne peut être reliée qu'aux modifications qui s'effectuent à ce niveau, c'est-à-dire à la diminution de la concentration des ions négatifs, ou à l'augmentation de celle des ions positifs, c'est-à-dire précisément aux mêmes variations que celles rattachées à l'excitation de fermeture. C'est donc à elles, dans tous les cas, qu'on peut relier le processus d'excitation, et non aux variations inverses (3).

Ayant rappelé cette homologie dans la cause possible des excitations de fermeture et d'ouverture, je consacrerai ce dernier chapitre à l'examen comparatif de ces deux manifestations polaires, en me plaçant sur le terrain purement expérimental, en dehors de toute considération théorique, et en limitant exclusivement mon étude à la relation qui existe entre l'intensité liminaire et la durée de l'excitation dans chacun

(1) H. Cardot et H. Laugier. — *Acad. des sciences*, CLIV, 1912, p. 375 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, mai 1912.

(2) M. Cremer. — *Zeitschrift für Biologie*, L.

(3) H. Cardot et H. Laugier. — *Soc. de biologie*, 30 mars 1912.

des deux cas, fermeture et ouverture du courant galvanique.

Pour l'excitation de fermeture, je me bornerai à exposer chemin faisant, parmi les faits établis, ceux qu'il est nécessaire de connaître pour pouvoir établir la comparaison entre les deux lois obtenues pour la fermeture et pour l'ouverture.

Engelmann (1) est le premier à avoir apporté quelques précisions relativement à l'influence de l'intensité, de la durée du passage du courant, de sa pente au point de vue de l'obtention de la secousse d'ouverture, par des expériences faites sur les fibres musculaires lisses de l'uretère. En ce qui concerne la pente du courant, on retrouve dans mes expériences sur le cœur des Mollusques le fait qu'il avait signalé, à savoir qu'on peut, en remplaçant l'ouverture brusque du courant par une décroissance suffisamment lente et progressive de l'intensité, n'obtenir plus aucune excitation d'ouverture, tout comme un courant très lentement croissant restait inefficace au point de vue de l'excitation de fermeture. C'est précisément cette particularité qui m'a, en effet, servi à séparer les effets excitateur et inhibiteur symétriques présentés par le cœur des Mollusques.

Il paraît intéressant, au point de vue des explications théoriques qui pourront être fournies dans la suite relativement à l'excitation d'ouverture, de rechercher la relation quantitative qui lie la durée de passage t d'un courant rectangulaire et l'intensité liminaire i nécessaire pour attendre le seuil de la secousse d'ouverture.

C'est à ce point de vue qu'il nous a été possible d'apporter des documents expérimentaux complètement nouveaux (2). Déjà en 1908, Cluzet (3) avait pu, il est vrai, en s'adressant à des préparations donnant par vieillissement le seuil d'ouverture avant celui de fermeture, étudier une partie de la relation en question ; mais la partie correspondant aux durées de passage très courtes était restée complètement inaccessible à toute détermination. En effet, pour les temps courts, le seuil

(1) T. W. Engelmann. — *Pflüger's Archiv*, III, 1870.

(2) Cardot et Laugier. — *Soc. de biologie*, 10 février 1912 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, mars 1912.

(3) J. Cluzet. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1908 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1908.

de fermeture se retrouvait avant celui d'ouverture, et comme, pour ces excitations brèves, il n'est plus possible de distinguer et de séparer les deux secousses, la détermination ne pouvait être faite que pour celle qui se manifeste pour les plus faibles intensités, c'est-à-dire la secousse de fermeture.

Au contraire, il nous a été possible d'éliminer complètement cette dernière, en utilisant le procédé d'excitation du nerf par une section thermique, qui réalise, comme je l'ai exposé plus haut, une excitation strictement monopolaire.

Un autre procédé, qui a été parfois utilisé dans nos expériences, consiste à soumettre le nerf, pendant un temps assez long, à un fort courant électrotonisant; on reprend ensuite, pour l'excitation, les électrodes qui ont servi à faire passer le courant polarisant. C'est ainsi qu'en faisant passer au travers d'une préparation neuro-musculaire un fort courant polarisant, pendant une dizaine de minutes, avec l'anode posée sur le nerf et la cathode au muscle, on constate, après la rupture du circuit électrotonisant, et en reprenant pour l'excitation les mêmes électrodes que précédemment, l'anode étant encore sur le nerf et la cathode au muscle, que le seuil d'ouverture est relativement très bas par rapport au seuil de fermeture; ce dernier peut même être en dehors de la zone des intensités habituellement utilisées. Nous n'avons pas, en général, donné la préférence à ce deuxième procédé, pour la raison que les modifications électrotoniques disparaissent plus ou moins rapidement après cessation du courant polarisant : le seuil d'ouverture remonte un peu, et surtout celui de fermeture redescend vite; aussi ne dispose-t-on, en général, que d'un temps trop court pour pouvoir établir une loi expérimentale.

Technique. — La préparation, sciatique et gastrocnémien de grenouille, est mise au contact de deux électrodes impolarisables (Ag, AgCl, solution physiologique) ; l'une est posée sur le nerf, sur le tronçon mortifié s'il s'agit du cas de la section thermique; l'autre touche la masse musculaire. Le nerf est mis à l'abri de la dessiccation dans une petite chambre en paraffine; le muscle est posé sur un socle en paraffine. On prend soin, pour une raison qui sera développée dans un instant, qu'il ne puisse s'établir aucune communication électrolytique

entre les deux régions des électrodes, sauf par le tissu excité.

Le circuit d'excitation est disposé comme l'indique la fig. 43. La force électromotrice est réunie à un réducteur de potentiel qui permet de la fractionner par centièmes. On peut disposer ainsi d'une échelle de voltage de 0 à 10 volts. — La fermeture du courant dans la préparation est obtenue par l'ouverture d'un contact placé sur un conducteur métallique *c* court-circuitant les deux électrodes ; l'ouverture du courant s'effectue par la rupture d'un deuxième conducteur *c'*, qui fait partie du circuit d'excitation. On voit qu'à ce moment les électrodes ne sont plus reliées l'une à l'autre que par la préparation.

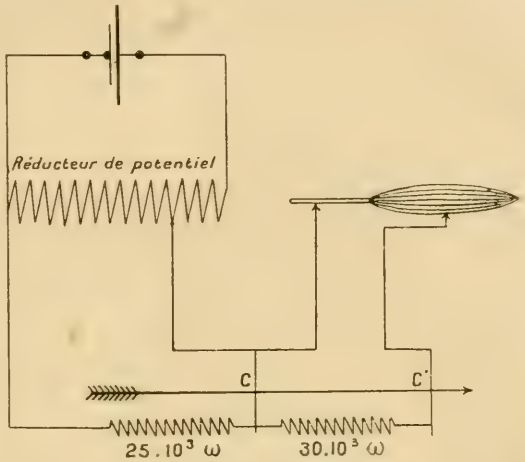


Fig. 43. — Dispositif expérimental pour l'étude de l'excitation d'ouverture.

Voici quelle est l'importance de ce dispositif. Pendant le passage du courant, il se produit une polarisation des tissus, de sorte qu'à l'ouverture on peut avoir non pas de simples phénomènes de diffusion, mais une décharge de polarisation. Depuis longtemps, le rôle de ce facteur a été pressenti, et beaucoup d'auteurs, parmi lesquels Matteucci (1), Grützner (2), Tigersted (3) ont ramené, d'une façon peut-être trop exclusive, l'excitation d'ouverture à une excitation par fermeture d'un courant de polarisation. L'influence de cette polarisation des tissus apparaît effectivement d'une façon très nette, quand il existe, entre les régions anélectrotonisées et catélectrotonisées, des communications permettant la fermeture du courant de polarisation, lors de l'ouverture du circuit d'excitation. Dans

(1) Ch. Matteucci. — *Acad. des sciences*, LXV, 1867, p. 151.
(2) P. Grützner. — *Pflüger's Archiv*, XXXII, p. 357.
(3) R. Tigerstedt. — *Bihang Till. k. Svenska Vet.-Akad. Handlingar*, VII.

de telles conditions, en faisant sur l'homme de l'excitation monopolaire. E. Huet (1) a signalé l'abaissement des deux seuils d'ouverture par rapport aux seuils de fermeture. Le même fait se retrouve facilement sur une préparation neuro-musculaire de grenouille, quand on fait usage d'un dispositif tel qu'après ouverture du courant les deux électrodes restent shuntées par une résistance non très considérable. Au contraire, si les électrodes ne sont, à l'ouverture, reliées l'une à l'autre que par le segment de nerf ou de muscle qu'elles interceptent, le rôle joué par la fermeture d'un courant de polarisation apparaît plus incertain. Toutefois, dans ce dernier cas, M. Cremer (2) a repris récemment l'idée de Grützner et de Tigerstedt et l'a explicitée d'une façon purement théorique, en envisageant la fibre nerveuse comme un conducteur à noyau.

De nouvelles expériences pourront seules permettre de confirmer ou d'infirmer la théorie de Cremer, et de déterminer quelle part revient véritablement aux phénomènes de diffusion pure et simple, et quelle aux fermetures de courants de polarisation à l'intérieur du tissu excité. Dans tous les cas, il est très important pour étudier la loi de l'excitation d'ouverture, de rendre impossible la fermeture de tels courants en dehors du tissu, au travers de conducteurs du premier ou du second ordre réunissant les deux électrodes.

Les déterminations sont faites de la façon suivante. Il s'agit d'abord de déterminer le seuil d'ouverture pour les durées de passage longues. A cet effet, on rompt le conducteur c' un temps suffisant après la rupture de c pour que l'on puisse considérer comme atteint le plus bas voltage liminaire; autrement dit, pour que tout passage plus long ne donne pas un seuil inférieur à celui déterminé. D'autre part, pour obtenir des ondes rectangulaires de durée variable et connue, il suffit de pouvoir régler le temps séparant la rupture des conducteurs c et c'; à cet effet, il est fait usage du pendule de Keith Lucas (3). Dans ce dispositif, l'ouverture des contacts placés sur les conducteurs c et c' est effectuée par le jeu d'un balancier rapide qui vient frapper et

(1) E. Huet. — *Bull. Soc. française d'Electrothérapie*, novembre 1895.
(2) M. Cremer. — *Zeistchrift für Biologie*, L.
(3) K. Lucas. — *Journ. of Physiology*, XXXVII, 1908, p. 459.

ouvrir le deuxième au bout d'un temps déterminé et réglable après avoir ouvert le premier. Ce temps est réglé par l'écartement des deux contacts; connaissant la vitesse de déplacement du balancier, et la distance qui sépare c et c', on a immédiatement la durée de passage du courant. Ce dispositif permet de faire usage de courants d'une durée variant d'un centième à trois millièmes de seconde environ. Pour les temps plus courts, il est nécessaire d'utiliser le rhéotome de G. Weiss (1), dans lequel les deux conducteurs c et c' sont des fils de cuivre fin, coupés l'un après l'autre par une même balle de pistolet, de vitesse bien connue. On règle encore la durée du passage par l'écartement de c et de c'.

Naturellement, toutes ces expériences doivent être faites sur des préparations donnant, pour n'importe quelle excitation efficace, la loi des courants forts de Pflüger, même pour les temps très courts. Comme on l'a vu plus haut, ceci est réalisé en rapprochant suffisamment l'électrode inférieure de la section thermique (p. 110). En mettant la cathode sur la région mortifiée du nerf et l'anode au muscle ou sur le segment nerveux sain, toute excitation de fermeture est alors inefficace, et il ne peut plus y avoir de réponse qu'à l'ouverture.

Pour chaque durée on détermine donc, en se plaçant dans les conditions indiquées, l'intensité liminaire pour les temps longs (3 secondes), ou, comme la résistance reste constante, le voltage liminaire. On recherche ensuite le voltage liminaire pour des durées de passage successivement décroissantes. A la fin de l'expérience, on doit prendre soin de vérifier que l'excitabilité du tissu n'a pas varié : à cet effet, on constate que, pour les temps longs, l'excitation de fermeture reste toujours inefficace quelle que soit l'intensité, et que le seuil d'ouverture pour ces temps longs n'a pas varié dans des proportions susceptibles d'altérer profondément la forme de la loi. A vrai dire, il est rare de ne pas observer au moins un faible déplacement de ce seuil. Parmi nos expériences, il en est pourtant un certain nombre où on peut le considérer comme pratiquement stable; nous pouvons avoir, par suite, toute

(1) G. Weiss. — *Arch. ital. de biologie*, XXXV, 1901.

sécurité au sujet de la forme de la loi expérimentale déterminée.

Dans les tableaux expérimentaux, la durée de passage t du courant est exprimée en $\sigma = 0\,sec.\,001$, la hauteur du seuil en volts. On calcule le produit vt qui représente la quantité à un facteur constant près. Dans toutes les déterminations la résistance est égale à 5 5000°, plus celle des électrodes et de la préparation.

Ceci posé, examinons les résultats expérimentaux obtenus.

Résultats. — Expérience du 7 octobre 1911 (fig. 44). — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria*. Électrode positive sur le

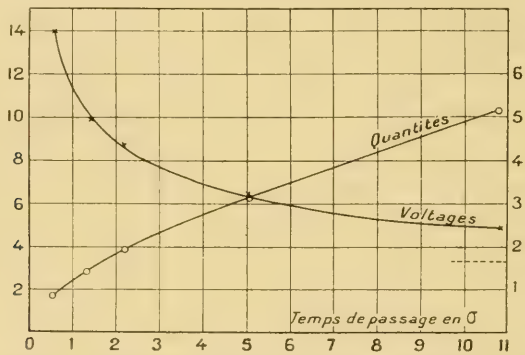


Fig. 44. — Excitation d'ouverture : courbes des voltages et des quantités en fonction de la durée de passage.

nerf; électrode négative au muscle. Après passage d'un fort courant descendant (10 volts fermés sur un circuit comprenant 55 000 ω et la résistance du tissu et des électrodes) pendant 10 minutes, la préparation ne donne plus que l'excitation d'ouverture, en prenant toujours comme anode l'électrode posée sur le nerf.

t (en σ).	v (en volts).	vt.
3 000	0,32	»
5	0,64	3,20
3 000	0,34	»
1,4	0,99	1,39
3 000	0,33	»
10,8	0,49	5,29
3 000	0,35	»
2,2	0,87	1,91
3 000	0,35	»
0,6	1,40	0,84

Expérience du 24 octobre 1911 (fig. 45). — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*; l'extrémité centrale du nerf est traitée par l'huile à 60°. D'après ce qui a été dit plus haut, on sait qu'en posant l'anode sur le segment mortifié et la cathode au muscle, on trouve

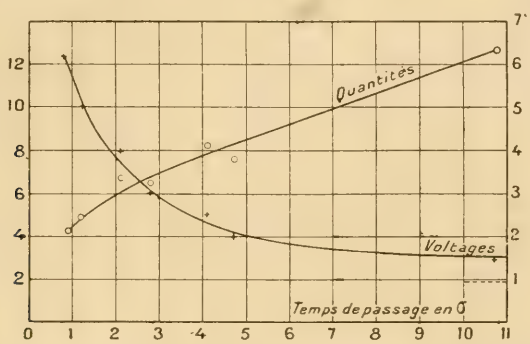


Fig. 45. — Excitation d'ouverture : courbes des voltages et des quantités en fonction de la durée du passage.

uniquement une excitation de fermeture. On peut donc déterminer pour la fermeture le paramètre chronologique, en cherchant au rhéotome balistique la durée de l'onde rectangulaire donnant le seuil avec un voltage double du voltage rhéobasique ; on trouve ici 0σ,4, c'est-à-dire une valeur tout à fait normale. Dans le sens inverse du courant, avec la cathode sur le segment mortifié et l'anode au muscle, on vérifie qu'il n'y a que l'excitation d'ouverture, et on fait, dans ces conditions, les déterminations suivantes :

t (en σ).	v (en volts).	vt.
3 000	0,38	»
10,7	0,60	6,42
4,7	0,80	3,76
4,1	1,00	4,10
2,7	1,20	3,24
2,1	1,60	3,36
1,22	2,00	2,44
0,9	2,40	2,16
3 000	0,46	»

Expérience du 9 novembre 1911 (Fig. 46). — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 19°5$. Mêmes conditions et même technique. — Chronaxie de fermeture déterminée comme ci-dessus : 0σ,3.

t (en σ).	v (en volts).	vt
3 000	1,90	»
86	2,00	172
50	2,10	105
28,7	2,15	61,7
17,9	2,30	41,2
12,2	2,45	29,9
8,6	2,75	23,6
7,2	3,05	22,0
5,0	3,55	17,7
3,6	4,20	15,1
2,0	5,50	11,0
1,0	7,50	7,5
0,5	9,95	5,0
3 000	1,90	»

A la fin de l'expérience, on s'assure que pour $v = 9^{v},95$ et pour t très

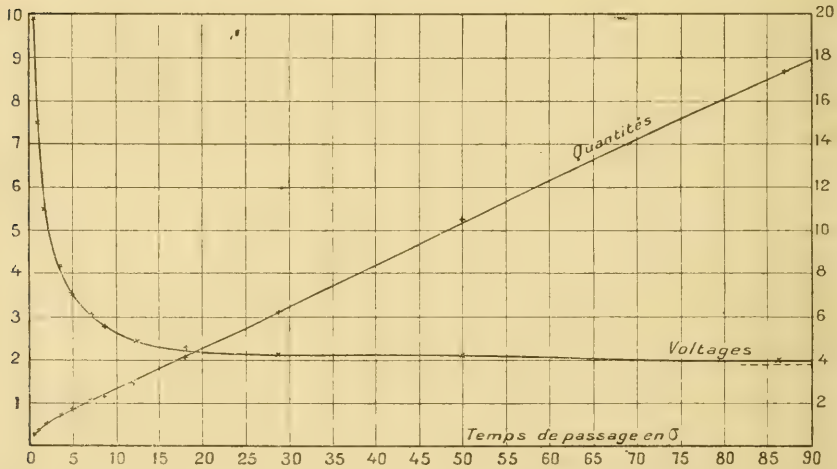


Fig. 46. — Excitation d'ouverture : courbes des voltages et des quantités en fonction de la durée du passage.

long, le muscle donne seulement une secousse d'ouverture, et pas de réponse à la fermeture.

Comparaison des lois de fermeture et d'ouverture. — La première approximation de la relation qui existe entre l'intensité et la durée de passage du courant a été donnée par Weiss (1)

(1) G. Weiss. — *Archives italiennes*, 1901.

dans le cas d'ondes rectangulaires. Cet auteur est arrivé à la formule

$$i = \frac{a}{t} + b$$

dont la courbe représentative est une hyperbole équilatère, et qui donne immédiatement, pour l'expression de la quantité en fonction du temps, l'expression linéaire

$$Q = a + bt.$$

En opérant avec des décharges de condensateurs, Hoorweg (1) est arrivé également à une relation identique à la précédente.

Mais cette loi n'est qu'approchée et les travaux de L. et M. Lapicque ont montré que la courbe expérimentale relative à l'intensité passe en dessous de l'hyperbole équilatère pour les temps très courts, et passe au contraire au-dessus pour les temps longs, ce qui revient à dire que la rhéobase qui a été définie par ailleurs a toujours une valeur nettement supérieure à b. Autrement dit encore, si l'on considère la courbe des quantités en fonction des durées de passage, la courbe expérimentale s'infléchit pour les temps courts au-dessous de la droite $Q = a + bt$, présentant ainsi un arc à concavité tournée vers les ordonnées négatives (2). Cette inflexion apparaît bien sur les tissus lents, tandis que sur des tissus rapides, comme le sciatique et le gastrocnémien de grenouille, elle passe inaperçue, à moins de refroidir la préparation. Au contraire, l'erreur systématique de la formule de Weiss pour les temps longs apparaît facilement sur les tissus rapides, et se traduit, au point de vue de la courbe des quantités, par un relèvement de la courbe expérimentale au-dessus de la droite $Q = a + bt$.

Si l'on compare ces données aux résultats qui viennent d'être acquis pour l'excitation d'ouverture, on constate entre les deux

(1) Hoorweg. — Voir *Archives de Physiologie*, 1898, p. 269.

(2) M. et L. Lapicque. — *Acad. des sciences*, 15 juin 1903 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, septembre et novembre 1903 ; *Soc. de biologie*, 4 avril 1903 et 8 avril 1905.

M. Lapicque. — *Thèse Sciences*, Paris, 1905.

courbes expérimentales une étroite analogie. En particulier, on se rend compte que la relation entre la quantité et la durée du passage est représentée graphiquement par une droite pour des durées supérieures à 4^{σ}. Au-dessus de ce temps, la loi expérimentale se trouve donc exprimée par une relation linéaire $Q = a' + b't$, tout comme la loi de fermeture est exprimée par la formule de Weiss-Hoorweg.

En revanche, pour les valeurs de t inférieures à 4^{σ}, les points expérimentaux se placent nettement en dessous de la droite en question et dessinent une courbe à concavité tournée vers les ordonnées négatives. On trouve donc, pour la loi d'ouverture, le même écart systématique par rapport à la loi linéaire que celui présenté par la loi de fermeture vis-à-vis de la formule linéaire de Weiss-Hoorweg. Il y a toutefois une différence : c'est que cet écart apparaît pour des temps beaucoup moins courts quand il s'agit de l'ouverture que quand il s'agit de la fermeture.

D'autre part, en se plaçant dans la région où la courbe expérimentale des quantités est confondue avec une droite, il est possible de déterminer le rapport $\frac{a'}{b'}$, qui représentera ici un paramètre chronologique comme celui qui a été défini pour l'excitation de fermeture. Ce paramètre peut aussi se mesurer directement en cherchant la durée d'un passage de courant rectangulaire donnant le seuil d'ouverture avec un voltage double du voltage liminaire pour les passages très longs. Ce paramètre, déterminé dans un très grand nombre de cas sur des sciatiques de *Rana esculenta*, s'est constamment montré compris entre 3^{σ} et 6^{σ}. On se rend compte immédiatement qu'il est environ dix fois plus grand que le paramètre chronologique (chronaxie) déterminé pour la fermeture.

Relativement aux excitations de longues durées, il apparaît, d'après les chiffres expérimentaux, que le voltage diminue encore pour des passages déjà très longs du courant (supérieurs à 80^{σ} dans l'expérience du 9 novembre).

En résumé : *la relation entre la quantité d'électricité et la durée du passage pour l'obtention de la secousse d'ouverture a la même forme que celle déterminée pour l'excitation de fermeture. Elle se*

confond comme celle-ci pour les temps moyens avec une loi linéaire de la forme $Q = a + bt$ *et présente pour les temps courts le même écart systématique vis-à-vis de cette formule.*

Par contre, il apparaît une forte différence au point de vue chronologique; autrement dit, la loi d'ouverture déterminée sur un tissu donné est d'une forme comparable à celle de la loi de fermeture déterminée, non pas sur la même préparation, mais sur un tissu environ dix fois plus lent.

RÉSUMÉ

I. — Par des variations localisées de l'excitabilité au niveau de l'une ou de l'autre des électrodes et la détermination des paramètres de l'excitabilité, rhéobase et chronaxie, dans les deux sens du courant, il est possible de déterminer à quel niveau du tronc nerveux prend naissance l'excitation. On constate ainsi que, même dans l'emploi de la méthode unipolaire, l'excitation de fermeture est toujours cathodique, celle d'ouverture toujours anodique, que l'électrode différenciée soit positive ou négative. Il n'y a donc jamais d'excitation de fermeture à l'anode, d'excitation d'ouverture à la cathode.

C'est la confirmation intégrale des conceptions de Pflüger et l'infirmation des idées généralement acceptées en France depuis les travaux de Chauveau.

II. — Il n'y a entre l'excitation bipolaire et l'excitation monopolaire qu'une différence quantitative et non qualitative. Elle est relative à la très faible densité du courant à l'une des électrodes (vis-à-vis de sa densité à l'autre) et entraîne l'élévation des seuils pour les deux excitations qui se produisent à ce niveau. Cette simple considération de densité explique entière-

ment l'ordre d'apparition des secousses en excitation monopolaire. Ce dernier procédé d'excitation n'a donc pas, au point de vue théorique, l'intérêt qu'on lui attribue souvent, car il ne permet en aucune façon de définir, pour un tissu déterminé, une excitabilité vis-à-vis du pôle négatif, et une excitabilité vis-à-vis du positif, pour une seule et même variation du courant (fermeture ou ouverture).

III. — L'étude de divers cas d'inversion de la loi polaire de Pflüger sur le nerf ne permet pas de conclure à une inversion réelle des actions polaires. Il semble, au contraire, que l'excitation de fermeture reste toujours cathodique, celle d'ouverture toujours anodique, même dans les cas pathologiques, et que l'inversion dans l'ordre normal d'apparition des secousses relève uniquement d'une différence d'excitabilité entre les deux électrodes physiologiques.

IV. — On peut, dans un très grand nombre de cas, trouver la preuve formelle que la loi de Pflüger est applicable à la fibre musculaire. Les inversions signalées sur des muscles lisses normaux sont plus apparentes que réelles et peuvent s'expliquer par la considération de pôles accessoires et par l'interférence d'effets inhibiteurs et excitateurs. Sur le muscle pathologique, les cas d'inversion doivent relever, comme pour le nerf, d'une différence d'excitabilité entre les régions des deux électrodes physiologiques ; il se peut aussi qu'au cours de la dégénérescence, le muscle devienne, plus qu'à l'ordinaire, apte à répondre aux effets inhibiteurs du courant, dont la symétrie par rapport aux effets excitateurs a été mise en évidence.

V. — Jusqu'à preuve formelle du contraire, il convient d'admettre la généralité de la loi d'excitation de Pflüger, tant pour les tissus normaux que pour les tissus pathologiques. Dès lors, l'excitation se produisant, à la fermeture du courant, toujours à la cathode, et à l'ouverture, toujours à l'anode, elle peut se relier, dans tous les cas, à la diminution de la concentration des ions négatifs et à l'augmentation de celle des ions positifs, et nullement aux variations inverses.

La comparaison des deux excitations de fermeture et d'ouverture, limitée à la relation qui lie la durée de passage du courant et l'intensité liminaire, montre une similitude remar-

quable. C'est ainsi que, dans les deux cas, la loi expérimentale se confond avec la relation hyperbolique

$$i = \frac{a}{t} + b\,;$$

mais présente pour les temps courts un écart systématique.

Par contre, il apparaît une forte divergence, au point de vue chronologique, entre l'excitation de fermeture et celle d ouverture.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION..... 1

CHAPITRE I. — *Localisation des excitations sur le nerf normal*..... 3

Position de la question..... 3
Excitation de fermeture..... 12
Excitation d'ouverture..... 37
Conclusions..... 42

CHAPITRE II. — *Comparaison des excitations bipolaire et monopolaire*..... 43

Localisation précise de l'électrode physiologique diffuse..... 44
Loi des secousses en excitation monopolaire..... 51
Chronaxie en excitation bipolaire et monopolaire... 58
Conclusions..... 83

CHAPITRE III. — *Inversion de la loi polaire dans l'excitation du nerf*..... 84

Exposé historique et critique..... 84
Inversion par section thermique du nerf..... 98
Inversion par action localisée de CO^2..... 121
Discussion de quelques cas d'inversion..... 125
Conclusions..... 131

CHAPITRE IV. — *Excitation du muscle*..... 133

Exposé historique..... 133
Excitation du cœur des Gastéropodes Pulmonés.... 152
Excitation des rétracteurs céphaliques de Limax.... 170
Excitation de la sole pédieuse de l'Escargot..... 171
Conclusions..... 173

CHAPITRE V. — *Étude comparative des excitations cathodique et anodique*.. 179

RÉSUMÉ..... 191

DEUX ABERRATIONS INTÉRESSANTES DANS LE SOUS-ORDRE PHYLLOPODA CONCHOSTRACA

(GYNAEKOMORPHISME ET ANDROPLEURODIMORPHISME)

AVEC 2 FIGURES DANS LE TEXTE

Par Eugène DADAY de DEÉS

Présentement je prépare la monographie systématique du groupe des Phyllopodes conchostracés. Au cours de ces travaux j'ai eu l'occasion d'étudier les collections respectives des Musées d'histoire naturelle de Paris, de Berlin et de Saint-Pétersbourg. Parmi les **Lynceus brachyurus** O. Fr. M. des collections de Berlin et de Saint-Pétersbourg, et parmi les **Bouvieria Perrieri** j'ai trouvé certains exemplaires qui présentent d'intéressantes aberrations. Comme dans l'œuvre signalée, à laquelle je travaille maintenant, des observations de cette nature ne pourront être que sommairement signalées, je trouve bon d'en donner ici une description spéciale. D'ailleurs ces deux sortes d'aberrations, étant de caractères complètement différents, seront traitées à part pour chaque espèce; après quoi je chercherai à en trouver l'explication.

1. Lynceus brachyurus O. Fr. M.

(Fig. 1 *a-h*.)

Parmi les traits spéciaux aux *Lynceus*, la forme et la structure du rostre céphalique, dans la femelle et dans le mâle, sont, comme on sait, les plus importants et les plus caractéristiques. Le rostre de la tête des femelles et des mâles, dans chaque espèce, a une forme plus ou moins différente ; il diffère non seulement pour chaque espèce, mais aussi pour chaque sexe,

si bien que — jusqu'à un certain point — il doit être considéré comme un trait caractéristique sexuel secondaire. Le rostre céphalique des femelles et des mâles, dans la plupart des espèces, est ou arrondi, ou bien il présente différentes formes tronquées.

Le *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. est la seule espèce du genre dont la femelle typique possède sur le rostre, vu en avant, une saillie médiane longue et cunéiforme — et deux courtes saillies pointues latérales (fig. 1, *c*).

Le rostre du mâle typique, par contre, est semblable à celui de plusieurs autres espèces, c'est-à-dire coupé presque à angle droit, quelquefois seulement réduit à une petite colline médiane (Fig. 1, *d*). En outre, le bord frontal de la tête, vu de côté, suit chez la femelle une ligne régulière semicirculaire et passe au rostre par des transitions imperceptibles (fig. 1, *a*), pendant que le bord frontal de la tête du mâle typique s'élève près du rostre fortement arqué, et atteint le rostre après une forte inclination (fig. 1. *b*).

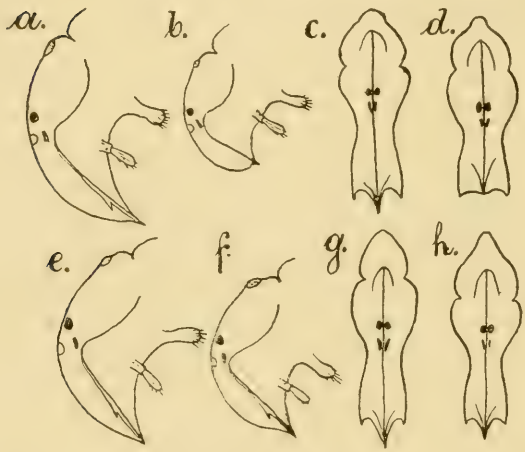


Fig. 1. — *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. — *a*, *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. typicus, ♀ caput a latere, 1: 10; *b*, ♂ caput a latere 1 : 10; *c*, ♂ caput antice visum. 1 : 10; *d*. ♂ caput antice visum, 1 : 10; *e*, *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus* Dad. ♀ caput a latere, 1 : 10; *f*, ♂ caput a latere, 1 : 10 : *g*, ♀ caput antice visum, 1 : 10 ; *h*, ♂ caput antice visum, 1 : 10.

Les femelles et les mâles que je viens de caractériser, et qui appartiennent à l'espèce *Lynceus brachyurus* typique, proviennent — en ce qui concerne les exemplaires des collections mentionnées ci dessus — des habitats suivants ; gouv. d'Akmolinsk, environs d'Omsk, Lac Tschandok-Kulj ; environs d'Obdorsk ; Charkow ; gouv. de Tobolsk ; Orgonjach dans la vallée du Jana ; Copenhague ; Budapest ; Ingolstadt ; Rathshof ; environs de Berezov dans le gouv. Tobolsk ; village Pjany en Sibérie ;

Shandur Lake aux Indes; Finkenkrug; Berlin, Jungfernhaide; Berlin, Weissen-See; Alt-Geltori; Charlottenburg; Iles Pribiloff, Saint-Paul; Runowschino près Poltawa; Rheinthal; Danemark; Moscou, Norvège, Finnie, Kazan.

Cette longue liste de localités prouve d'une part la grande dissémination géographique du *Lynceus brachyurus*, d'autre part que cette espèce vit dans la sous-région européenne et sibérienne, puis dans la région orientale et néarctique, aussi bien que dans les sous-régions indienne et canadienne. Mais il est probable qu'elle vit aussi dans la sous-région des Alleghany.

Au cours de mes études j'ai trouvé, dans la collection du Musée d'histoire naturelle de Berlin, des exemplaires curieux provenant du « Plötzen-See ». En les examinant j'ai constaté que pour la structure de la tête et du rostre (fig. 1, *e*, *g*), aussi bien que pour tout le reste de l'organisme, les femelles sont identiques aux femelles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M., — mais la tête et le rostre des mâles différaient beaucoup de la tête et du rostre des mâles typiques de l'espèce. Vue de côté, la tête de ces mâles (fig. 1, *f*) correspond parfaitement, par la ligne que suit le bord frontal, avec celle des femelles, car le bord frontal est régulièrement arqué et passe par degrés insensibles dans la pointe du rostre; vue en avant, la pointe du rostre n'est pas tronquée, comme c'est le cas chez les mâles typiques (fig. 1, *d*), mais ressemble tout à fait à celle des femelles, c'est-à-dire forme une saillie médiane, longue, cunéiforme et deux courtes saillies pointues latérales (fig. 1, *h*).

Étant donné le très grand rôle que la forme du rostre joue dans la destination des espèces, j'ai dû d'abord considérer cet animal comme le type d'une nouvelle espèce, ce que probablement eût fait aussi tout autre observateur. J'avais même déjà fixé le nom de l'espèce en le basant sur la forme et la structure du rostre chez le mâle et donné à mes exemplaires le nom de *Lynceus acutirostris* n. sp.

En étudiant les *Lynceus* de la collection du Musée d'histoire naturelle de l'Académie de Saint-Pétersbourg, je ne fus pas peu surpris de trouver — tout de suite, dans les mâles récoltés par *Warpachowskij* aux environs de la ville de Berezov dans le gou-

vernement Tobolsk — un exemplaire qui, par la structure de son rostre, correspondait parfaitement avec ceux qui provenaient du « Plötzen-See ». Par cette découverte je fus encore mieux persuadé que les mâles à rostre pointu et leurs femelles devaient être considérés comme appartenant à une nouvelle espèce, c'est-à-dire que le *Lynceus acutirostris* n. sp. était vraiment une nouvelle espèce, indépendante des autres.

Mais de nouvelles surprises m'étaient réservées. En continuant l'étude des exemplaires récoltés aux environs de Berezov, je trouvai des mâles dont le rostre était également coupé, et qui, par là, correspondaient parfaitement avec les mâles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. typique. Ces résultats ont sans doute donné une tout autre direction à mes idées concernant la valeur des *Lynceus* trouvés dans le « Plötzen-See ». J'ai reconnu que le *Lynceus acutirostris* O. Fr. M. n. sp. fondé sur l'identité de structure du rostre chez des mâles et chez des femelles, n'était pas du tout une nouvelle espèce indépendante, pas même une variation, mais tout bonnement une aberration, à laquelle je donne le nom de *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus*, à cause de la forme identique du rostre chez la femelle et chez le mâle.

2. **Lynceiopsis Perrieri** n. gen. n. sp.
(Fig. 2 *a-h*).

Le 10 juin 1909, M. R. Chudeau récoltait près de Simbidissi (Bassin du moyen Niger) des *Phyllopoda conchostraca* portant les caractères généraux des *Lynceus* que M. le Prof. E. L. Bouvier eut l'extrême obligeance de mettre à ma disposition. Dans le cours de mes études, j'ai reconnu que les exemplaires ci-dessus bien qu'ils ressemblent beaucoup aux *Lynceus* par leur structure générale — s'écartent tellement du *Lynceus* par certains traits caractéristiques saillants et très importants qu'on est obligé de créer pour eux un nouveau genre. Pour les exemplaires de Simbidissi je crée le genre nouveau *Lynceiopsis* et — en l'honneur de M. Perrier — je donne le nom de *Perrieri* à la seule espèce de ce genre.

Voici le résumé des caractères de la *Lynceiopsis Perrieri* n. gen., n. sp.

Conchae a latere visae subsphaericae, supra vel infra visae late oviformes, antice posticeque acutiusculo terminatae,

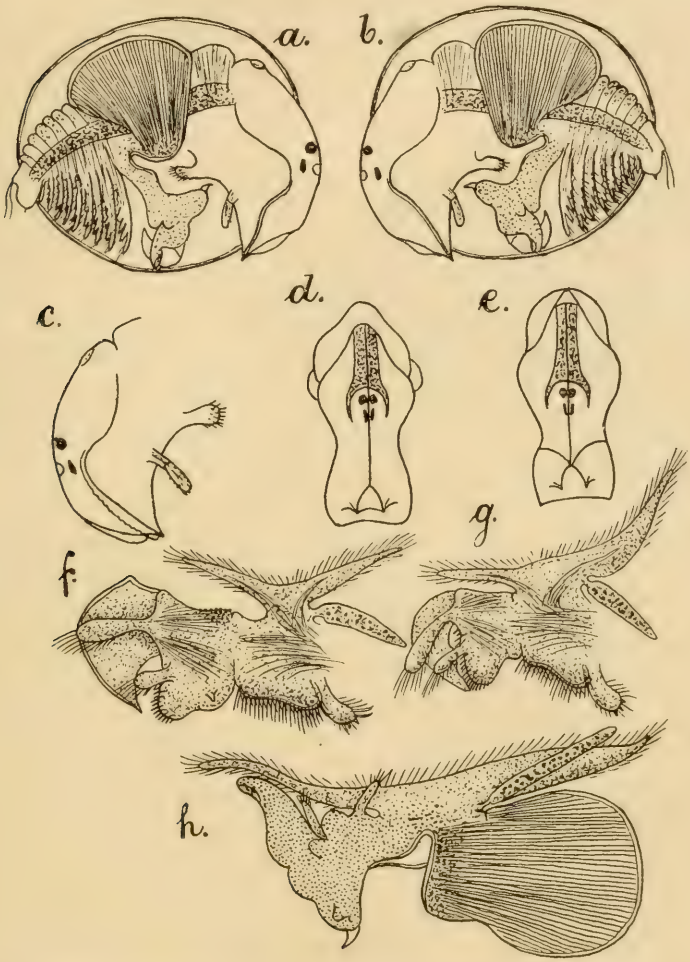


Fig. 2. — *Lynceiopsis Perrieri* Dad. — *a*, ♂ *dextrosus*, a latere Reich. Oc. I, Obj. 0; *b*, ♂ *sinistrosus*, a latere; *c*, ♀ caput a latere. Reich. Oc. I, Obj. 0; *d*, ♀ caput antice visum Oc. I, Obj. 0; *e*, ♂ caput antice visum Oc. I, Obj. 0; *f*, ♂ pes primi paris cum unguiculo dilatato, a latere exteriore. Reich. Oc. I, Obj. 2; *g*, ♂ pes primi paris cum unguiculo angustato, a latere exteriore. Reich. Oc. I, Obj. 2: *h*, ♂ pes secundi paris prehensilis cum utriculo musculoso, a latere exteriore. Reich, Oc. I, Obj. 2.

umbone zonisque incrementi carentes, superficie polita.

Caput a latere visum in utroque sexu forma structuraque fere similibus (fig. 2, *a-c*), fronte late arcuata, in parte rostrali

plus minusve declivi; antice visum rostro in utroque sexu obtuso (fig. 2, *d. e*), in femina angulis lateralibus rotundatis (fig. 2. *d*), in mare autem acutis (fig. 2. *e*).

Truncus feminae *e* segmentis 12 pedigeris, maris autem solum e segmentis 10 pedigeris compositus.

Telsonum margine posteriore rotundato, solum setosum (fig. 2, *a-b*) in utroque sexu forma simili.

Pedes primi paris et pes unus secundi paris maris prehensiles. Pedes primi paris prehensiles maris forcipem formantes unco apicali subfalciformi. Uncus pedis unius dilatatus (fig. 2, *f*), alterius vero angustatus (fig. 2. *g*). **Pes primi paris uncum dilatatum gerens maris semper cum pede secundi paris prehensili associatus. Pes prehensilis pedum secundi paris maris aut in latere dextro, aut in latere sinistro evolutus.** Pars apicalis pedis prehensilis secundi paris utcunque malleiformis, pars basalis autem inflata utriculiformis, valde musculosa (fig. 2, *h*).

Le genre *Lynceiopsis* diffère donc nettement du genre *Lynceus* par le fait que non seulement la première paire de pattes devint un organe préhensile, mais aussi une patte de la deuxième paire. Et ce trait caractéristique distingue en même temps le genre *Lynceiopsis* de tous les autres *Phyllopodes conchostracés*, dont les mâles ont ceci de significatif que, outre leurs pattes de la première paire, les deux pattes de la deuxième paire sont aussi transformées en pattes préhensiles.

Abstraction faite de la dissemblance de la structure dans les pattes de la première paire, c'est encore la structure particulière de la deuxième patte préhensile qui est caractéristique pour la *Lynceiopsis Perrieri*, mais aussi et surtout la position de cette patte qui varie suivant les individus: dans un groupe de mâles, — la deuxième patte modifiée — et aussi la première patte à griffe large — se trouvent *à droite* (fig. 2, *a*), tandis que dans l'autre groupe la deuxième patte modifiée — et aussi la première patte à griffe large — appartiennent au côté *gauche* (fig. 2, *b*). Par suite de cette inconstance dans la position des pattes préhensiles il devient impossible de fixer à quel côté appartient la patte à griffe large ou celle à griffe mince, de même qu'il est impossible de savoir à l'avance si c'est la patte droite, ou la gauche, qui devient

préhensile. Mais, étant donnée la structure des pattes de la première paire chez certains *Lynceus*, nous pouvons vraisemblablement conclure que, chez la *Lynceiopsis Perrieri*, la première patte à large griffe et la deuxième patte modifiée furent primitivement à droite.

*
* *

Voyons comment peuvent s'expliquer l'aberration décrite, des *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. provenant du « Plötzen-See » et de « Berezov », celle des mâles de *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus* Dad. et celle de *Lynceiopsis Perrieri* Dad., et quelle est la portée de ces aberrations.

Si tout d'abord le *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus* Dad. trouvé au « Plötzen-See » semble pouvoir être considéré comme une espèce indépendante, à cause des exemplaires identiques provenant de « Berezov », il perd tout à fait cette importance et — comme je l'ai dit plus haut — on doit le considérer simplement comme une aberration. Pourtant les exemplaires de ces deux habitats mettent enfin en lumière le grand problème de la formation des espèces. A mon sens ils sont de beaux exemples pour soutenir la théorie des mutations de *de Vries*.

Les mâles de « Berezov » montrent la possibilité d'une forme basée sur la mutation suivant une certaine tendance : à savoir, dans notre cas, la possibilité de la transformation du rostre du mâle en un rostre semblable à celui des femelles ; les mâles du « Plötzen-See » témoignent qu'un trait caractéristique — dans notre cas : le rostre du mâle devenu semblable à celui des femelles — peut devenir stable, c'est-à-dire que des traits caractéristiques acquis se transmettent par voie héréditaire.

Comme je viens de dire, parmi les mâles de « Berezov » se trouvent des exemplaires dont le rostre est tronqué, c'est-à-dire typique, — et d'autres où il est pointu, c'est-à-dire semblable à celui des femelles, — tandis que tous les mâles du « Plötzen-See » ont un rostre pointu, absolument semblable à celui des femelles. Supposons qu'un zoologiste ait pu suivre, durant des années et sans la moindre interruption, le développement des *Lynceus brachyurus*, dans le « Plötzen-See » ; voyant les mâles se produire avec un rostre tout à fait semblable à celui des

femelles, il aurait pu les considérer de bonne foi comme appartenant à une nouvelle espèce, ainsi que cela m'est arrivé. La mutation a donc produit une nouvelle espèce. Et on ne peut pas même alléguer, comme raison contraire, que dans notre cas la mutation n'était pas autre chose que la suite de transformations organiques produites temporairement ou par des circonstances extérieures, car les exemplaires du « Plötzen-See » furent récoltés les 3, 4, 10, 18 mai 1899, ceux de « Berezov » le 15 juillet 1895 ; d'ailleurs, le premier habitat se trouve près de Berlin, l'autre en Sibérie — dans des conditions naturelles bien différentes.

Nous pouvons également étudier les mâles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus* Dad. à un autre point de vue, celui du dimorphisme sexuel typique, consistant dans la forme du rostre et des premières pattes, dans le nombre des paires des pattes et dans la présence ou l'absence de la lame abdominale.

Étant donné ce que nous avons dit plus haut, on doit constater que le dimorphisme sexuel typique des mâles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus* Dad. a subi une certaine altération, car un certain organe typique des mâles, le rostre, présente le caractère sexuel des femelles. En d'autres termes, des traits sexuels secondaires caractéristiques des femelles sont apparus chez les mâles. C'est un phénomène bien connu déjà depuis longtemps chez des animaux très différents les uns des autres, mais qui, jusqu'à présent, était inconnu chez les *Lynceus*. Ainsi, le *Cladognathus dorsalis* Erichs. provenant de la zone tropicale, et le scarabée lamellicorne appelé *Chalcosoma atlas* (L) nous en présentent de beaux exemples ; le mâle de ce dernier présente les traits sexuels secondaires caractéristiques des femelles et fut décrit comme une espèce spéciale sous le nom de *Chalcosoma Phidias*.

Cette sorte d'aberration du dimorphisme sexuel peut se classer sous le nom connu de *thelyidia*, mais je trouverais mieux de l'appeler *gynécomorphisme*, car, dans notre cas, ce n'est pas après l'achèvement du développement individuel, par suite de la dégénérescence de l'organe sexuel ou d'un autre organe important, que le mâle s'est approprié certains traits sexuels

caractéristiques des femelles, — il les a produits au cours de son développement propre et *parallèlement* au développement typique de l'organe sexuel.

La *thelyidia* ou *gynécomorphisme* que nous voyons dans les mâles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. aberr. *isorhynchus* Dad. peut être classée un peu aussi dans ce qu'on appelle *atavisme*. Mais comme nous ne savons pas encore et probablement ne saurons pas de longtemps de quelle sorte de rostre étaient pourvus les ancètres du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M., nous ne pouvons parler d'un *atavisme* proprement dit.

Nous ne pouvons supposer un vrai *atavisme* que si nous considérons comme un fait l'hypothèse d'après laquelle le rostre de la femelle du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. serait le caractère ancien et celui des mâles le résultat de transformations postérieures. Dans ce cas, naturellement, il faudrait considérer le *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. comme le plus ancien représentant du genre, c'est-à-dire comme le seul ayant conservé les traits caractéristiques originaux, ou bien comme ayant conservé l'état primitif par rapport à tous les autres *Lynceus* du globe entier connus jusqu'à présent, dont les femelles ont un rostre obtus ou arrondi. J'ajoute que cette hypothèse est appuyée par la frappante extension de la distribution zoogéographique du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M.

La disposition propre à la *Lynceiopsis Pierrieri* (deuxième patte devenue préhensileche z le mâle se trouvant avec la première patte préhensile à griffe large tantôt à droite, tantôt à gauche) est une forme d'aberration inconnue jusqu'à présent.

Dans le cas de cette aberration on peut croire à deux espèces produites par mutation, à savoir : 1° une espèce est celle où la deuxième patte de *droite*, qui s'est associée avec la première patte à large griffe du même côté, est devenue préhensile ; 2° la seconde, celle où la deuxième patte *gauche* s'est associée à la première patte à large griffe du même côté et s'est transformée en patte préhensile. Si on avait observé et récolté ces deux aberrations en des lieux différents, ou encore à des époques différentes, on les aurait sans doute décrites comme des espèces différentes. Mais puisque les deux sortes de mâles

vivaient dans le même habitat et en même temps, et que, abstraction faite de ce qui concerne la position de la première patte à large griffe et la deuxième patte devenue préhensile, il n'y a aucune différence entre eux, ces mâles ne peuvent pas être considérés comme appartenant à des espèces indépendantes, pas même comme des variétés, mais seulement comme des aberrations. J'appellerai *Lynceiopsis Perrieri* Dad. aberr. *dextrosa* Dad. le mâle présentant à droite la deuxième patte devenue préhensile et associée à la première patte à griffe large — et je donnerai le nom de *Lynceiopsis Perrieri* Dad. aberr. *sinistrosa* Dad. à celui dont la deuxième patte gauche s'est transformée en patte préhensile et s'est associée à la première patte à griffe large du même côté.

Par la structure de la première paire de pattes et par la formation, l'association, et surtout par la mutation locale de l'une des deuxièmes pattes — les mâles du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. aberr. *dextrosa* et *sinistrosa* présentent un de ces cas du *polymorphisme* où la même espèce nous montre deux sortes de mâles différant les uns des autres par des traits caractéristiques secondaires; j'appellerai ce cas *androdimorphisme*; les mâles des *Tanais* nous en fournissent de beaux exemples. Mais par leurs traits caractéristiques les mâles des deux aberrations du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. diffèrent beaucoup des deux sortes de mâles des *Tanais*. En effet, dans l'une des sortes de mâles des *Tanais*, les serres sont fortement développées, dans l'autre ce sont les organes olfactifs, de sorte que les premiers s'appellent aussi préhenseurs et les derniers flairants. Ainsi chez les *Tanais*, c'est la formation de deux organes différents qui cause l'*androdimorphisme*, ou dimorphisme des mâles. Par contre, les mâles des deux aberrations du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. présentent absolument les mêmes traits sexuels caractéristiques : ils possèdent les mêmes organes, seulement ces derniers forment un groupe caractéristique placé tantôt à droite, tantôt à gauche. En considération de ces faits et pour le distinguer de l'*androdimorphisme* des mâles de *Tanais* et pour le distinguer aussi d'autres cas d'*androdimorphisme*, je donnerai le nom d'*androdeuxdimorphisme* au phénomène *androdimorphique* du *Lynceiopsis Perrieri* Dad.

Maintenant nous avons encore à chercher la cause des aberrations observées chez les mâles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. et du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. Je ne crois pas me tromper en cherchant et en croyant trouver dans le caractère de l'œuf les causes de l'aberration dans les deux espèces.

La cause du *gynécomorphisme* observé chez les mâles du *Lynceus brachyurus* O. Fr. M. peut consister seulement en ce que, dans l'œuf, après la fécondation, les traits caractéristiques des femelles *prévalent*, ce qui se manifeste par la formation du rostre qui devient semblable à celui des femelles. Probablement aussi des causes physiques extérieures, telles que la nature de l'habitation et les circonstances œcologiques de l'espèce, ont pu contribuer à provoquer ce processus.

En excluant les causes physiques extérieures (nature de l'habitat et circonstances œcologiques), c'est sans doute seulement dans le caractère de l'œuf que nous pouvons chercher et trouver la cause du *pleurandromorphisme* chez les mâles du *Lynceiopsis Perrieri* Dad.

A mon avis, les œufs du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. doivent sans doute appartenir au type des œufs en mosaïque, je veux dire à des yeux ayant un caractère tel que, par suite de la segmentation, les blastomères servant de base à la structure des organes se sont déjà différenciés. Il faut que, parmi les blastomères, certains aient pour rôle spécial de former peu à peu les deux premières pattes préhensiles et la deuxième. De quel côté la deuxième patte préhensile, et avec elle la première préhensile à griffe large, doit se développer, cela dépend sans doute toujours du côté où les blastomères correspondants se sont placés pendant la segmentation. Jusqu'ici on ignore le facteur qui influe sur la position des blastomères ; la question reste ouverte. Mais il me paraît possible que les œufs du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. subissent une segmentation qui est tantôt dexiotrope, tantôt léotrope, ce qui peut conduire au déplacement, à droite ou à gauche, des blastomères en question.

Il n'est pas non plus impossible que la copulation de la femelle du *Lynceiopsis Perrieri* Dad. avec le mâle *dextre* ou *sinestre* puisse avoir de l'influence sur la formation des deux premières paires de pattes du futur mâle.

Il me paraît vraisemblable que l'œuf fécondé par un mâle *dextre* donne un mâle *dextre* et que l'œuf fécondé par un mâle *sénestre* donne un mâle *sénestre*. Dans ce cas il y aurait héritage de traits caractéristiques acquis.

Enfin je veux observer que le déplacement d'un côté à l'autre des organes n'est point propre au **Lynceiopsis Perrieri** Dad. ; le phénomène est assez fréquent chez les **Gastéropodes** et — parmi les poissons — chez les **Pleuronectidae** ; une des conséquences, c'est que la ligne spirale tourne à droite ou à gauche, dans la coquille des **Gastéropodes** (p. ex. Helix pomatia) et c'est aussi le phénomène intéressant connu sous le nom de **Chiastoneurie**.

QUELQUES PHYLLOPODES ANOSTRACÉS NOUVEAUX

APPENDICE A LA MONOGRAPHIE SYSTÉMATIQUE DES PHYLLOPODES ANOSTRACÉS

AVEC 2 FIGURES DANS LE TEXTE

Par Eugène DADAY de DEÉS.

Je reçus dernièrement un grand nombre de Phyllopodes anostracés provenant de localités différentes. La série est bien curieuse et contient plusieurs espèces nouvelles. Une partie de la collection appartient au Muséum d'histoire naturelle de Paris et me fut envoyée par M. le Directeur *Prof. E. L. Bouvier*; une autre appartient au Musée d'histoire naturelle de l'Académie de Saint-Pétersbourg et me fut remise par M. le Directeur *Prof. S. Skorikow*; le reste fut recueilli en Asie-Mineure par MM. *H. Gadeau de Kerville* et *L. Nádai*. Pour accroître nos connaissances concernant les Phyllopodes anostracés, il me semble bon de mentionner les espèces qui se trouvaient à ma disposition et d'en décrire les nouvelles espèces.

1. **Artemia salina** (L.) var. **Köppeniana** (S. Fisch.)

Artemia salina (L) v. Köppeniana, *E. Daday de Deés*, Monogr. syst. d. Phyllopodes anostracés, p. 123, fig. 5 *a*.

J'avais à ma disposition une foule de femelles provenant de la collection zoologique de l'Académie de Saint-Pétersbourg. En voici les dimensions : longueur du corps $6^{mm},8$ à $8^{mm},5$, longueur du tronc 3 à 4 millimètres, longueur de l'abdomen $3^{mm},8$ à $4^{mm},5$, longueur du sac ovigère 1 millimètre.

La provenance de ces exemplaires, conservés dans deux fioles, est inconnue et sur la liste jointe à la collection se trouve la note « Patria? ». Je crois vraisemblable que ces exemplaires proviennent des environs de la mer Caspienne.

2. **Artemia salina** (L.).
var. **arietina** (S. Fisch.)

Artemia salina (L) v. arietina, *E. Daday de Deés, loc. cit.*, p. 129, fig. 4 *b-d*; fig. 6 *a-k*.

Quant à cette variété, elle était représentée par plusieurs mâles et plusieurs femelles. Ces exemplaires furent capturés par M. *H. Gadeau de Kerville*, dans le « Lac Salé à Djéroud au nord-est de Damas », en Syrie. Certains exemplaires étaient en copulation.

La longueur totale du mâle — à partir du front jusqu'au bout du cercopode — est de $6^{mm},7$; la longueur du tronc $2^{mm},5$; longueur de l'abdomen $3^{mm},7$; longueur du cercopode $0^{mm},5$.

La longueur totale de la femelle — à partir du front jusqu'au bout des cercopodes — est de $9^{mm},5$; longueur du tronc 4 millimètres; longueur de l'abdomen 5 millimètres; longueur du cercopode $0^{mm},5$; longueur du sac ovigère 2 millimètres.

Notons que cette variété fut recueillie, déjà, par M. le *Prof. Th. Barrois*, le 19 mai 1890, mais cet auteur ne mentionne pas de mâles.

J'ai trouvé aussi, dans la collection envoyée par l'Académie de Saint-Pétersbourg, quelques femelles appartenant à cette variété, mais sans indication concernant l'habitat.

3. **Branchinecta paludosa** (O. F. M.)

Branchinecta paludosa, *E. Daday de Deés, loc. cit.*, p. 160, fig. 13.

Les exemplaires appartiennent au Muséum d'histoire naturelle de Paris. Ils furent recueillis par la Mission arctique française, dans la Novaja-Zemlja et dans la « Plaine France et Russie », en 1909. Le premier de ces habitats fournit à mes études trois jeunes exemplaires : deux mâles et une femelle; tous les exemplaires provenant du deuxième n'étaient que des jeunes, mâles ou femelles.

4. **Chirocephalus Skorikowi** n. sp.
Fig. 1, *a-n*.

Mas. Corpus sat gracile. Truncus longitudem abdominis sine cercopodibus superans. Segmenta thoracalia abdominaliaque omnia inermia. Cercopodes elongati, ensiformes, apicem distalem versus attenuati, longitudinem segmentorum duorum ultimorum abdominis simul junctorum parum superantes, marginibus dense aequaliterque setosis (fig. 1, *e*).

Caput sat dilatatum fronte late rotundata, inermi. Antennae superiores longitudinem articuli basalis antennarum inferiorum non attingentes. Oculi pedunculati fere longitudine dimidia antennarum superiorum.

Articulus basalis antennarum inferiorum biarticulatarum mediocriter inflatus, articulo apicali brevior, apophise elongata, columniformi, in apice distali minute spinulosa (fig. 1, *a*).

Articulus apicalis antennarum inferiorum falciformiter parum introrsum curvatus, apicem distalem versus attenuatus, latere exteriore convexo interiore vero concavo seu excavato, prope basin in margine interiore tuberculo parvo, coniformi, introrsum spectante, aculeis parvis, non numerosis (fig. 1, *a. b.*).

Appendix antennalis serriformis longitudinem articuli basalis non vel parum superans, apicem distalem versus sensim attenuata, musculosa, in margine exteriore processibus sensim brevioribus, basalibus 4 latitudinem maximam appendicis superantibus, digitiformibus, in apice et in latere ventrali aculeatis, aculeis in serie longitudinali ordinatis ; in margine interiore processibus digitiformibus brevibus, latitudinem appendicis non superantibus vel multo non attingentibus, apicem distalem versus sensim decrescentibus, in apice et in latere ventrali aculeatis, aculeis in serie longitudinali dispositis (fig. 1, *i*).

Lamina basalis appendicis antennalis serriformis in toto lobiformis, in margine anteriore parum sinuata processuque digitiformi mediali, in margine exteriore rotundata, processibus 5 digitiformibus sensim decrescentibus tuberculisque 5 parvis, coniformibus, aculeatis ; apice interno-apicali sat producto, processibus coniformibus, acuminatis, marginalibus, prope marginem interiorem protuberantia sacciformi (fig. 1. *i*).

Pedes structura parum dissimili, exceptis ultimis laminis branchialibus duabus, in marginibus serrato-crenulatis, sacculo branchiali sat dilatato, superficie inermi (fig. 1, *f-g*).

Pedes 1-5 paris endopodito infra parum producto, in margine inferiore subrecto, tuberculis 3-4 aculeiformibus, in parte superiore marginis exterioris late arcuato, in parte inferiore vero declivi. Exopoditum longitudinem dimidiam partis ceterae non attingens, sat dilatatum, in parte tertia distali sensim attenuatum, serrulato-marginatum. Endita tria breviuscula, crassiuscula, tuberculiformia (fig. 1, *f*).

Pedes 6-10 paris endopodito infra sat producto, in margine inferiore rotundato tuberculis rotundatis aculeisque parvis armato, in margine exteriore subrecto crenulatoque (fig. 1, *g*). Exopoditum longitudine dimidia partis ceterae. Endita tria structura pedum antecedentium.

Pedes 11 paris laminis branchialibus nullis ; sacculo branchiali angusto, acumine terminato. Endopoditum angulo inferiore vel posteriore parum producto, latiusculo rotundato, solum setis armato, margine exteriore subrecto, obsolete crenulato. Exopoditum longitudinem dimidiam partis ceterae multo superans, dilatatum, marginibus crenulatis (fig. 1, *h*).

Penis articulo apicali unilobato, basin subtus processu corneo, utcunque cuneiformi, in margine interiore spinuloso, spinulis minutis (fig. 1, *d-k*).

Longitudo totalis a fronte usque ad apicem cercopodum 18 mm. ; longitudo trunci 7 mm. ; longitudo abdominis 9 mm. ; longitudo cercopodum 1,7-2 mm.

Femina. Corpus in dimensionibus fere maris simile. Segmenta thoracalia 10 anteriora inermia. Segmentum ultimum thoracis utroque latere tuberculo validiusculo armatum (fig. 1, *m*). Segmenta 3-7 abdominalia anteriora prope marginem posteriorem et prope latus dorsale utrinque processu acutiusculo, granuloso, parum extrorsum et retrorsum versus vergente (fig. 1, *l-m-n*).

Cercopodes elongati, ensiformes, sat angusti, marginibus crenulatis setosisque, longitudinem dimidiam segmentorum duorum ultimorum simul junctorum parum superantes (fig. 1, *l*).

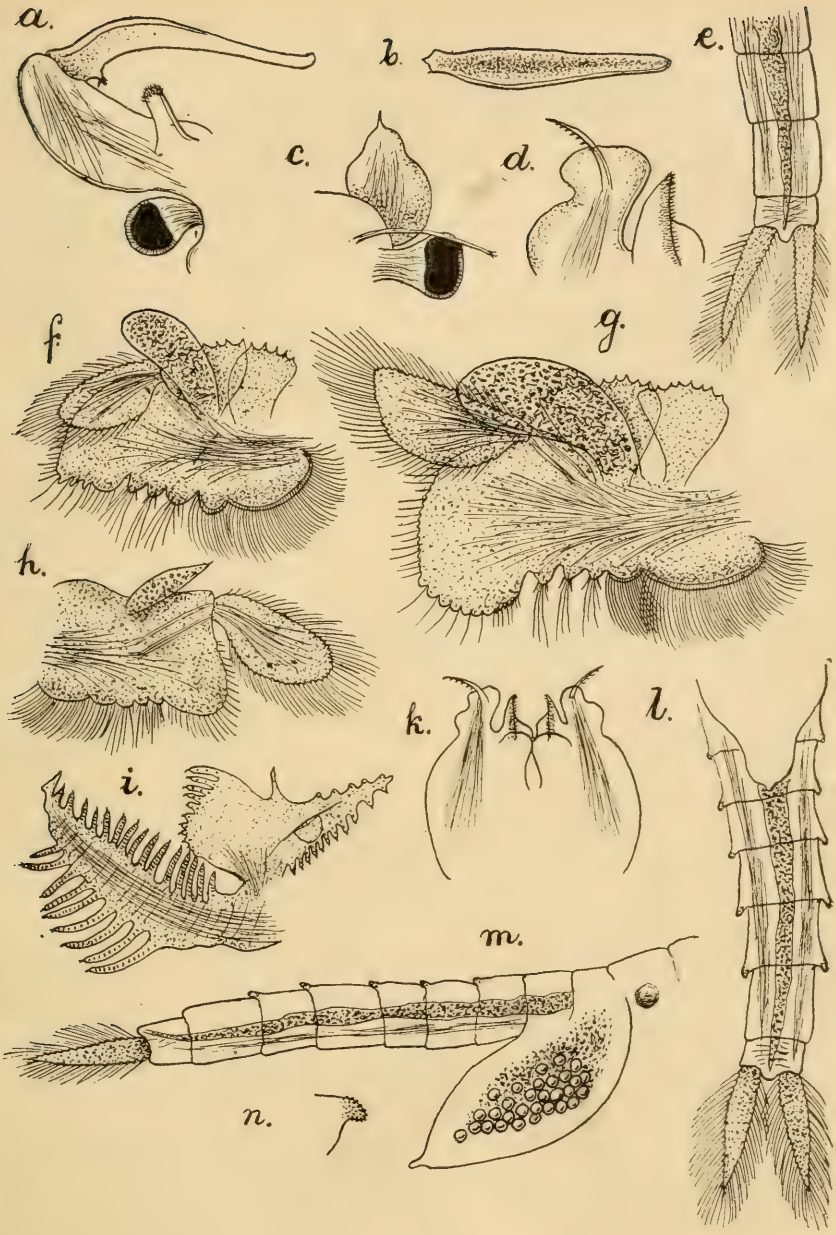


Fig. 1. — *Chirocephalus Skorikowi* n. sp. — *a*, ♂ dimidium capitis cum antenna inferiore infra visum, 1-10; *b*, ♂, articulus apicalis attennae inferioris a latere interiore, 1-10; *c*, ♀ dimidium capitis supra visum. Reich. Oc. I, Obj. 0; *d*, ♂ penis, 1-20; *e*, ♂ pars abdominis cum cercopodibus, 1-10; *f*, ♂ pes primi paris 1-20; *g*, ♂ pes 6-paris. Reich. Oc. I, Obj. 0; *h*, ♂ pes 11-paris, 1-20; *i*, ♂ appendix serriformis cum lamina basali, 1-10; *k*, ♂ penis in toto, 1-10; *l*, ♀ abdomen a latere ventrali, 1-10; *m*, ♀ segmentum ultimum trunci et abdomen a latere, 1-10; *n*. ♀ tuberculus abdominalis. Reich. Oc. I. Obj. 2.

Caput fronte late rotundata, laevi. Antennae superiores longitudinem antennarum inferiorum parum superantes. Antennae inferiores utcunque coniformes, in dorso inflatae, apice acuminato, in marginibus bilobatae, lobo basali majore, apicali vero minore (fig. 1, *c*). Oculi pedunculati longitudinem dimidiam antennarum superiorum superantes.

Pedes structura maris sat simili. Sacculus oviger elongato-ovatus, apice posteriore acutiusculo, longitudine segmentorum 4-5 anteriorum abdominis simul junctorum (fig. 1, *l-m*).

Longitudo totalis a fronte usque ad apicem cercopodum 17,5-19,3 mm.; longitudo trunci 8-9 mm.; longitudo abdominis 7,5 mm.; longitudo cercopodum 2-2,8 mm.; longitudo sacculi ovigeri 4,5 mm.

Patria : Daghestan, circulus Kumnuch. Specimina 2 feminina et 2 masculina collegit D. *Mlokosiewicz*, anno 1909, die 10,14 mensis augusti. Transkaukasia, circulus Achalkalaki, stagnum prope lacum Levangol (41° 31′ N, 61° 20′ O. Gren). Specimina 4 collegit D. *L. Berg* in anno 1909, die 25 mensis junii. Specimina omnia in possessione Musaei Acad. St. Peterburgiensis.

Species haec nova in honorem Illustr. D. Director Prof. *A. Skorikow* denominata differt a speciebus ceteris generis : structura antennarum inferiorum maris, pedum abdominisque feminae.

Au point de vue de la structure des antennes inférieures du mâle et de la structure des appendices serratiformes des antennes, l'espèce dont je viens de faire la description correspond un peu au **Chirocephalus stagnalis** (Shaw) ; cette similitude s'appuie principalement sur cette particularité que la lame basale de l'appendice serratiforme de l'antenne porte une saillie en forme de sac. La structure des articles abdominaux de la femelle et les saillies granuleuses se trouvant au bord postérieur d'un certain groupe de ces articles (3-7) rappellent **Chirocephalus spinicaudatus** Sim., dont notre espèce diffère par la saillie en forme de sac se trouvant sur la lame basale de l'appendice serratiforme antennaire du mâle et par la structure générale des antennes inférieures. Une différence essentielle entre les deux espèces mentionnées et le **Chirocephalus Skorikowi**

Dad. est due aussi aux antennes inférieures de la femelle, qui sont analogues aux antennes des femelles du subgenre **Chirocephalellus**. Le **Chirocephalus Skorikowi** Dad. peut donc être considéré comme une forme de transition rattachant d'une part les subgenres **Chirocephalellus** et **Chirocephalus** str. l'un à l'autre, — et, d'autre part, unissant le **Chirocephalus spinicaudatus** Sim. au **Chirocephalus stagnalis**.

5. **Pristicephalus Josephinae** (Grub).

Pristicephalus Josephinae, *E. Daday de Deés, loc. cit.*, p. 216, fig. 27, *a-l.*

C'est dans la collection du Musée de l'Académie de Saint-Pétersbourg que j'ai trouvé les exemplaires de cette espèce provenant de deux habitats, à savoir : 1° Gouvernement de Moscou ; — 2° Environs de l'Ust-Ziljma dans la vallée du fleuve Wolotschok. — Dans le premier habitat *M. Schapeschnikow* captura — le 27 mai 1909 — plusieurs femelles et mâles ; dans l'autre habitat *M. Zschuranskij* a trouvé un mâle, le 29 juillet 1906. Voici les dimensions des exemplaires capturés par *M. Schapeschnikow* :

Longueur totale du mâle — à partir du front jusqu'au bout du cercopode — $9^{mm},8$ à $10^{mm},5$; longueur du tronc 4 millimètres à $4^{mm},5$; longueur de l'abdomen $3^{mm},8$ à 4 millimètres ; longueur des cercopodes 2 millimètres.

Longueur totale de la femelle — à partir du front jusqu'au bout du cercopode — $10^{mm},5$ à 15 millimètres ; longueur du tronc $4^{mm},5$ à 7 millimètres ; longueur de l'abdomen 4 millimètres à 6 millimètres ; longueur des cercopodes 2 millimètres ; longueur du sac ovigère 2 millimètres à $3^{mm},8$.

Pour les proportions des exemplaires dont nous venons de mentionner, aussi bien que sous d'autres rapports, il n'y a, en général, pas de différence entre ces exemplaires et les exemplaires déjà décrits antérieurement.

6. **Tanymastix Perrieri** Dad.

Tanymastix Perrieri *E. Daday de Deés, loc. cit.* p. 322, fig. 56, *a-k.*

Je n'ai étudié qu'une seule femelle de cette espèce ; elle appartient au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, et fut prise,

en Algérie par *M. Seurat* sans note exacte sur son habitat.

Voici les dimensions de la femelle qui était complètement développée et dont le sac ovigère contenait beaucoup d'œufs :

La longueur totale du corps — à partir du front jusqu'au bout des cercopodes — est de $16^{mm},3$; longueur du tronc $6^{mm},8$; longueur de l'abdomen $7^{mm},5$; longueur des cercopodes 2 millimètres ; longueur du sac ovigère $3^{mm},8$. D'après ces données, cette femelle est la plus grande de tous les exemplaires connus jusqu'à présent.

7. **Branchipus laevicornis** n. sp.

Fig. 2, *a-l*.

Mas. Corpus validiusculum. Truncus longitudinem abdominis sine cercopodibus multo superans, segmentis inermibus. Abdomen trunco multo gracilius, segmentis inermibus. Cercopodes angusti, ensiformes, marginibus crenulatis aequaliterque setosis, longitudine segmentorum trium abdominis posteriorum simul junctorum (fig. 2, *k*).

Caput sat angustum appendicibus duabus flagelliformibus, in parte apicali obsolete, vix conspicuo articulatis, a vertice exeuntibus, longitudinem antennarum inferiorum superantibus (fig. 2, *a*).

Antennae superiores longitudinem articuli basalis antennarum inferiorum multo superantes. Antennae inferiores cum articulis basalibus inter se et cum capite connatae, clypeum formantes. Clypeus frontalis dorso laevi, solum linea mediali, in medio bifurcata, in margine anteriore, prope lineam medialem capitis, utrinque processu parum complanato, cuneiformi, antice minimeque introrsum vergente amatus (fig. 2, *a b*). Articulus apicalis longitudinem articuli basalis multo superans, falciformiter introrsum arcuatus, a medio usque ad apicem distalem valde attenuatus, apice simplici, parum extrorsum curvato (fig. 2, *a*), in latere ventrali in medio tuberculo parum prominente, latiusculo rotundato lineaque submarginali, parum undulata, a margine anteriore articuli basalis fere usque ad apicem distalem vergente instructus. (fig. 2, *b*).

Oculi pedunculati longitudinem dimidiam antennarum superiorum fere attingentes.

Pedes omnes structura subsimili, lamina branchiali unica, marginibus crenulatis. Endopoditum pedum primi paris extrorsum sat productum, utcunque coniforme, apice rotundato,

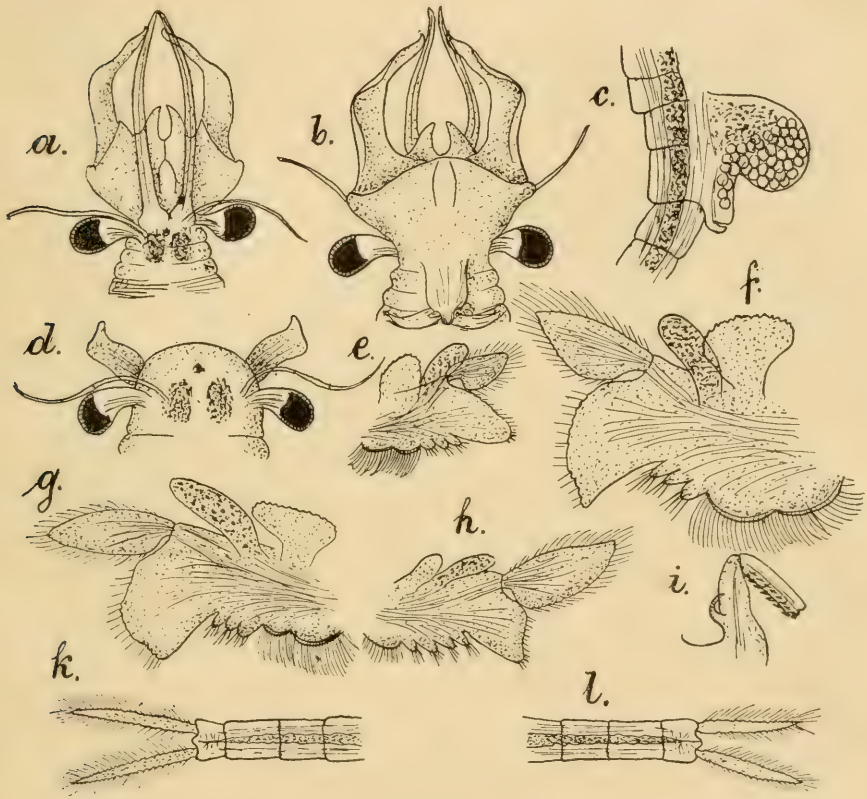


Fig. 2. — *Branchipus laevicornis* n. sp. — *a*, ♂, caput supra visum, 1-10 ; *b*, caput infra visum, 1-10 ; *c*, ♀ sacculus oviger, 1-10 : *d*, ♀ caput supra visum. Reich. Oc. I, Obj. 0 ; *e*, ♂ pes primi paris. Reich. Oc. I, Obj. 0 ; *f*, ♂ pes 6-paris. Reich. Oc. I, Obj. 0 ; *g*, ♂ pes 9-paris. Reich. Oc. I, Obj. 0 ; *h*, ♂ pes 11-paris. Reich. Oc. I, Obj. 0 ; *i*, ♂ penis Reich. Oc. I, Obj. 0 ; *k*, ♂, pars abdominis cum cercopodibus 1-10 ; *l*, ♀ pars abdominis cum cercopodibus, 1-10.

aculeis parvis armato, in margine posteriore subrecto laeve, in margine exteriore declivi setis parvis armatum. Exopoditum apicem distalem versus sensim attenuatum, longitudinem dimidiam partis ceterae non attingens. Endita tria coniformia (fig. 2, *e*).

Endopoditum pedum 6 paris postice sat productum, angulo posteriore vel exteriore acutiusculo, margine inferiore vel posteriore declivi, inermi, margine exteriore arcuato, in parte tertia inferiore crenulato, rare setoso. Exopoditum in medio valde dilatatum, fere longitudine dimidia partis ceterae (fig. 2, *f*). Endita tria coniformia.

Endopoditum pedum 9 paris postice et extrorsum vergens, apice late truncato, subrecto, in parte inferiore crenulato, margine inferiore vel posteriore declivi, inermi, margine exteriore subrecto, rare setoso. Exopoditum apicem distalem versus sensim attenuatum, longitudinem dimidiam partis ceterae non attigens. Endita tria tuberculiformia (fig. 2, *g*).

Pedes 11 paris lamina branchiali rudimentaria, marginibus integris. Endopoditum parum postice extrorsumque productum, utcunque coniforme, apice acute rotundato, margine posteriore vel inferiori laevi, margine exteriore parum sinuato, setoso. Exopoditum sat dilatatum, longitudinem dimidiam partis ceterae multo superans. Endita brevia, coniformia (fig. 2, *h*).

Penis sine processu basali, sed in margine interiore partis basalis processu falciformi, extrorsum curvato. Articulus apicalis penis cylindricus in lateribus utrinque serrato-denticulatus (fig. 2, *i*).

Longitudo totalis a fronte usque ad apicem cercopodum 15,3-15,8 mm., longitudo trunci 7,8-8 mm., longitudo abdominis 5,5-5,8 mm., longitudo cercopodum 2 mm.

Femina. Corpus maris gracilius minusque. Truncus abdomine crassior parumque longior. Segmenta cuncta corporis inermia, abdominalia fere aeque crassa. Cercopodes angusti, ensiformes, longitudinem segmentorum duorum abdominis posteriorum parum superantes, in marginibus aequaliter setosi (fig. 2, *d*).

Caput latiusculum fronte inermi, late rotundata. Antennae superiores longitudinem antennarum inferiorum multo superantes. Antennae inferiores utcunque elongato-quadrangulares margine posteriore in medio late sinuato, margine vero anteriore late arcuato, angulo distali posteriore rotundato, angulo distali anteriore vero in acumen parvum producto (fig. 2, *d*).

Oculi pedunculati longitudinem dimidiam antennarum superiorum non attingentes.

Pedes structura maris simili vel subsimili. Sacculus oviger infra visus ovalis, brevis, longitudinem segmentorum duorum genitalium simul junctorum parum superans, a latere visus in partes duas divisus, pars superior globosa, multo latior, pars inferior angusta (fig. 1, *c*).

Longitudo totalis a fronte usque ad apicem cercopodum 13,3-13,7 mm., longitudo trunci 5,8-6 mm., longitudo abdominis 6,7-5,9 mm., longitudo cercopodum 1,8 mm., longitudo sacculi ovigeri 2 mm.

Patria. Asia minor, Eregli. Specimina sat numerosa collegit D. L. *Nádai* anno 1911., die 28 mensis julii.

Species haec nova **Branchipi stagnalis** affinis, sed differt : structura antennarum inferiorum appendicibusque furcalibus seu cercopodibus maris et forma sacculi ovigeri, antennarumque inferiorum feminae.

La nouvelle espèce dont nous venons de faire la description, est la troisième connue dans ce genre. Au point de vue de sa structure générale, cette espèce présente une assez grande analogie avec la **Branchipus stagnalis** (L), dont elle diffère sous plusieurs rapports. Son trait caractéristique le plus important est la structure de la deuxième paire d'antennes du mâle, qui n'a pas de petit prolongement cuticulaire ventral au milieu de l'article apical. A ce caractère se joint encore la différence entre la forme et la structure du cercopode du mâle et la différence entre la forme et la structure des antennes inférieures de la femelle.

8. **Branchipus stagnalis** (L).

Branchipus stagnalis, *E. Daday de Deés*, *loc. cit.*, p. 312, fig. 54, *a-h*.

Quant à cette espèce, je n'en avais à ma disposition qu'une femelle appartenant au Muséum d'histoire naturelle de Paris. Elle fut recueillie par *M. G. Seurat*, en Algérie, à 100 kilomètres de Laghouat, Bar le Nord kil. 236. Cet exemplaire peut être rangé parmi les grands. En voici les proportions : longueur totale du corps à partir du front jusqu'au bout des cercopodes

18mm,5; longueur du tronc 7mm,5; longueur de l'abdomen 9 millimètres; longueur des cercopodes 2 millimètres; longueur du sac ovigère 3mm,5. D'après ces données, l'abdomen est plus long que le tronc, ce qui différencie ce spécimen des autres représentants de l'espèce, dont le tronc est plus long que l'abdomen.

9. **Streptocephalus Zeltneri** Dad.

Streptocephalus Zeltneri, *E. Daday de Deés, loc. cit.*, p. 396 fig. 81 *a-i*.

De cette espèce, j'ai étudié 16 femelles qui font partie du Muséum d'histoire naturelle de Paris. Elles furent capturées, par *M. F. de Zeltner* au Soudan, aux environs de Gumbu, le 27 déc. 1908. Ces exemplaires ressemblent, en général, aux exemplaires de la même espèce qui furent pris à Yélimané (Soudan), seulement ils sont beaucoup plus grands et leur sac ovigère est plus court, ne s'étendant que jusqu'au 6e-7e article abdominal. Proportions du corps : longueur du corps — à partir du front jusqu'au bout des cercopodes — 27mm,6 à 36 millimètres; longueur du tronc 11mm,5 à 14mm,8; longueur de l'abdomen 12mm,5 à 17mm,2; longueur des cercopodes 3mm,6 à 4 millimètres; longueur du sac ovigère 9 millimètres à 10mm,5.

C'est également *M. F. de Zeltner* qui a ramassé les exemplaires ayant servi à la première description. Il les trouva au Soudan, en août 1906. Cette espèce paraît donc commune dans la région soudanienne.

LES CORPS
ADIPOLYMPHOÏDES DES BATRACIENS

Par Pierre von KENNEL

Dr ès sciences, ancien chargé de cours libre a la faculté des sciences de l'université de Besançon, privat-docent a l'université de Genève.

INTRODUCTION

Nous avons eu pour but, dans ce travail, d'étudier d'une façon plus précise et plus complète qu'on ne l'a fait jusqu'ici, ces corps jaunâtres, parfois digités, qu'on rencontre généralement chez les Batraciens, au niveau de l'appareil génito-urinaire. Nous n'employons à dessein, pour les désigner, aucun des qualificatifs actuellement usités (corps jaunes, corps adipeux, corpus adiposum, corps frangeux, corps graisseux) parce qu'aucun ne nous paraît en donner une définition suffisamment claire et complète. Nous avons donc créé le terme « corps adipolymphoïdes » qui explique les fonctions de ces organes d'après nos recherches. Il eût été plus précis encore de dire, au lieu de « corps », appendices péritonéaux, mais l'expression eût ainsi affecté une longueur peu commode.

Nous avons d'abord étudié ces corps dans les différents ordres, en nous plaçant au point de vue topographique et morphologique. Puis l'histologie nous a révélé leur structure intime. Enfin nous avons fait quelques expériences de physiologie ; nous avons essayé d'élucider le rôle de ces organes, considéré au point de vue de leur fonction de réserve et nous avons suivi de mois en mois, pendant un cycle d'une année, les variations de ces organes en évaluant leur poids moyen. L'étude des chiffres et de la courbe ainsi obtenus suffit, croyons-nous, avec les données accessoires et les résultats des expériences, à préciser l'utilisation des matériaux de réserve.

Nous avons utilisé aussi bien des Batraciens Anoures que des Batraciens Urodèles et Apodes, et comparativement, dans une classe voisine, le Lézard, chez qui les corps adipolymphoïdes sont bien développés.

Notre gratitude va à M. le professeur Edmond Perrier, de l'Institut de France, directeur du Muséum, qui a bien voulu publier ce modeste travail dans les *Annales des sciences naturelles*. Nous assurons M. le professeur Bouvier, de l'Institut de France, de notre bien vive reconnaissance, pour avoir présenté à l'Académie plusieurs notes sur le sujet qui nous occupe. Nous remercions sincèrement M. le professeur Roule, du Muséum, qui a mis à notre disposition quelques exemplaires de Batraciens exotiques ; et nous sommes heureux de rendre hommage à la science et à la bienveillance de notre maître et ami, M. le professeur Charbonnel-Salle, directeur du laboratoire de zoologie à la Faculté des sciences de l'Université de Besançon, qui a bien voulu nous guider dans nos recherches et contrôler nos résultats.

P. v. K.

Avril 1912.

HISTORIQUE

Nous ne citerons pas, dans la bibliographie, les noms de tous les auteurs qui parlent incidemment des corps adipolymphoïdes dans leurs ouvrages ; nous nommerons seulement les savants qui, ne se contentant pas d'une mention banale, ont accordé leur attention spéciale à ces organes.

C'est Swammerdamm (1) qui, le premier, décrivit les appendices jaunes des Amphibiens. Au sujet de leurs fonctions il s'exprime ainsi : « Oleosum istud pingue sese cum tunica testiculos investiente, conjunxisse et per dimidiam testiculorum superficiem diffusum fuisse. »

Un peu plus tard Roesel von Rosenhof (2) fit une nouvelle description de ce corps chez Rana fusca, Hyla arborea, Rana esculenta, Bufo vulgaris, Pelobates fuscus, Bombinator igneus, Bufo calamita. Il donne les figures sans ajouter d'autres particularités de structure. Cet auteur pensait que le volume des corps jaunes augmentait dans de grandes proportions quelque temps avant la reproduction, pour diminuer d'autant immédiatement après, et que la graisse était utilisée à la production de la semence chez le mâle et de la substance gélatineuse enveloppant les œufs chez la femelle.

Meckel (3) a remarqué des différences de coloration chez les diverses espèces : ainsi les corps seraient d'un jaune clair chez Rana fusca et d'un jaune foncé chez Rana esculenta, et constaté un rapport très étroit entre les corps adipeux et l'appareil génital.

Prévost et Dumas (5) dans les *Annales des sciences naturelles* s'expriment ainsi : « Le sommet du testicule est surmonté d'un panache très apparent vers le printemps. Sa couleur est jaune et semble due à un fluide onctueux qui le distend alors. Mais après l'accouplement cet appareil se flétrit, s'affaisse et pâlit beaucoup, de manière qu'on a quelquefois de la peine à le retrouver. Il est découpé en cinq ou six lanières linéaires, dans la partie moyenne desquelles on voit ramper un vaisseau considérable, relativement à leur volume. Cet organe graisseux

est d'ailleurs intimement uni au testicule et comme implanté sur lui, ce qui semble annoncer qu'il existe entre eux des communications assez intimes. Vu au microscope, le liquide onctueux qu'il renferme ne montre que des vésicules graisseuses. »

Cuvier (6) a dit : « Leur forme (des testicules chez les B. Anoures) est ovale et leur gros bout, dirigé en avant, a pour appendices des corps graisseux divisés en lobes contenant chacun un arc vasculaire sanguin... Parmi les Batraciens Urodèles, les Salamandres et les Tritons ont leurs glandes spermogènes situées sous les reins, dans un large repli du péritoine qui contient dans son bord libre un corps graisseux cylindrique ou de différente forme, dont le volume varie beaucoup, ainsi que celui du testicule, durant l'époque du rut ou hors de cette époque. »

Duvernoy (7) indique qu'au moment du rut le corps graisseux prend un volume considérable. Sa forme varie beaucoup suivant les époques de la vie et les espèces où on l'observe. Il est moins volumineux chez la Salamandre que chez le Triton et forme dans ce genre une bande étroite et longue. Les vaisseaux veineux sanguins décrivent dans la bande adipeuse un réseau analogue à celui qui se dessine à la surface du testicule, mais les mailles sont plus fines. Les rameaux principaux se réunissent dans des branches communes, de manière qu'il y ait unité dans le système sanguin de l'un et l'autre organe. Cette disposition montre combien la matière huileuse a d'importance dans le développement des spermatozoïdes, importance qui est encore démontrée par la présence de gouttes d'huile dans la partie du testicule où le développement est moins avancé.

Gruby (8) fait remarquer que le système veineux est en connexion avec ceux des organes génitaux et du rein.

Reichert (9) est d'avis que les corps graisseux sont utilisés comme réserve générale pendant le sommeil hibernal.

Lereboullet (10) note la connexion intime des corps graisseux et des organes génitaux, et admet qu'ils sont utilisés pendant la reproduction.

Von Wittich (11) parle brièvement de l'histologie de ces corps et pense qu'ils servent à la nutrition générale. Il émet

pour la première fois l'hypothèse que les corps gras dérivent de la crête génitale par dégénérescence adipeuse d'un certain nombre de cellules germinatives.

Eckert (12) a étudié de plus près ces intéressants organes : « L'organe est soumis, en ce qui concerne son volume, à de grandes variations pendant les saisons. Il est très vascularisé ; au centre de chaque lobe se trouve un vaisseau qui distribue des branches de chaque côté. Le corps graisseux est totalement recouvert par le péritoine et est constitué par une charpente de tissu conjonctif adénoïde tendre et à larges mailles. Les noyaux sont régulièrement disposés aux points de croisement des faisceaux ; l'intérieur des mailles est rempli de globules adipeux et de graisse libre, de globules blancs et on rencontre de grandes artères à parois vasculaires très épaisses. »

Balsamo Crivelli e Maggi (13) ne se prononcent pas de façon décisive sur la signification morphologique ; ils prétendent avoir rencontré à l'intérieur des corps adipeux des œufs et des spermatozoïdes.

Toldt (14) s'est occupé de la structure histologique. Il a vu les artères secondaires se résoudre en un fin réseau de capillaires, avec des mailles rondes dans lesquelles les cellules adipeuses sont situées. Il a étudié les cellules adipeuses et vu leur noyau et des nucléoles. Lorsque la gouttelette graisseuse a disparu, il reste dans la cellule un petit bâtonnet jaune. D'après cet auteur les cellules adipeuses se multiplieraient par division. Il a observé qu'au printemps, certaines cellules adipeuses sont jaunes et les autres incolores : les premières seraient les anciennes et les secondes les nouvelles.

Milne-Edwards (15) écrit : « Les testicules portent à leur extrémité un groupe d'appendices graisseux, digités et de couleur jaune orangé, dont le volume est considérable en automne ainsi qu'au printemps et paraît être en rapport avec l'alimentation de l'animal, plutôt qu'avec l'activité reproductrice. »

Meyer (16) a constaté que chez Rana fusca les corps adipeux avaient presque disparu dès la fin du sommeil hibernal, alors que chez Rana esculenta ils étaient très volumineux à la même époque et diminuaient seulement de dimensions lors de la ponte.

Hoffmann (17) indique que chez Cœcilia les corps graisseux sont allongés et situés vers le milieu des organes génitaux ; chez les Urodèles latéralement et chez les Anoures en avant du rein. Dans tous les cas, leur connexion avec les organes génitaux paraît évidente. Les corps graisseux présenteraient chez les Anoures un degré plus élevé d'évolution, puisqu'ils possèdent un plus grand développement par rapport à la masse du corps.

Giles (18) soutient que les corps adipeux ne sont autre chose que le résultat de la transformation du pronephros, ou rein céphalique, par dégénérescence de ses cellules ; cela un peu avant l'apparition des membres postérieurs. Plus tard ils entrent en rapport avec la glande génitale et se détachent du rein.

Marschall et Bless (19) ont vu que lors du développement le corps adipolymphoïde gauche fait de plus rapides progrès que le droit ; il acquiert plus tôt ses digitations. Ils reprennent l'opinion de von Wittich sur le développement.

Wiedersheim (20) pense que les corps adipeux existant chez tous les Batraciens sont des organes spécialement adaptés à une fonction de réserve pour l'appareil génital. C'est ce qui explique pourquoi, dès la cessation de l'hibernation, ces animaux peuvent pondre des œufs en nombre considérable. La présence de ces corps au voisinage des organes de la génération semble corroborer et appuyer cette hypothèse.

Carl Vogt et E. Yung (22) s'expriment ainsi : « Par leur face antérieure, les testicules sont intimement unis à une masse de tissu adipeux colorée en jaune orangé et dont les prolongements digitiformes s'étendent sur les viscères voisins. Il s'agit là d'un dépôt nutritif existant chez les deux sexes et destiné à entretenir l'alimentation de la glande pendant l'hiver, alors que la Grenouille dort du sommeil hibernal dans la vase des marais. A la sortie de cette période les masses graisseuses sont sensiblement diminuées, mais elles grossissent de nouveau pendant la belle saison, en sorte que leur aspect est très variable, elles tournent parfois du jaune au brun gris. »

Giglio-Tos (23) a constaté, en pratiquant des injections, que le système vasculaire sanguin est accompagné d'un système

lymphatique. En traitant les graisses de ces corps par l'éther il a obtenu des cristaux tout particuliers. Il admet que chez Rana esculenta, les produits sexuels peuvent parvenir à maturité, sans le concours des graisses des corps adipeux, mais seulement dans des conditions très favorables de nutrition. Giglio-Tos a spécialement étudié le développement des corps adipo-lymphoïdes, et voici ses conclusions : 1° Les corps gras des Amphibiens ne dérivent pas de la dégénérescence adipeuse, ni du pronephros, ni de la partie antérieure de la crête germinative. 2° Ils dérivent d'une prolifération de l'adventice de la veine cave postérieure. 3° Les cellules adipeuses ne proviennent pas de la dégénérescence d'autres cellules, mais ce sont des cellules dont la fonction métabolique est de produire les graisses. 4° L'origine des corps gras des Amphibiens est analogue à celle de ces organes chez les autres Vertébrés, ils ont une origine mésenchymateuse interne. Giglio-Tos fait encore remarquer que les appendices adipeux sont très analogues et par leur position et par leur structure aux masses adipeuses lymphoïdes que Parker (21) décrivit chez Protopterus annectens. Il voit dans ce genre un trait d'union entre les organes lymphoïdes des Téléostéens et les organes adipeux des Amphibiens et des Reptiles.

Neumann (24) a fait d'intéressantes observations sur la nature du pigment colorant des corps graisseux. Dans des cellules privées de leur graisse il a trouvé des masses de différentes formes présentant les réactions caractéristiques de l'hématoïdine et bilurubine.

Bouin (25) a traité du développement et il combat les conclusions de Giglio-Tos. Pour lui, les corps adipeux et l'appareil génital prennent naissance, chez Rana temporaria, aux dépens d'une ébauche unique ; les cellules germinatives de la crête génitale ne prennent aucune part à leur formation ; ils s'édifient aux dépens de cellules péritonéales et d'éléments mésenchymateux périwolfiens, la formation de la graisse est centrifuge, l'augmentation du volume des corps adipeux a lieu par la multiplication de cellules primitives localisées en certains endroits à la périphérie de l'ébauche.

Gaule (26) a étudié les variations des corps adipeux pendant

l'année et effectué de nombreuses pesées. Le diagramme qu'il donne dans son ouvrage indique un minimum en juin et un maximum en septembre. L'allure de la courbe est sensiblement la même pour le mâle et la femelle.

Eckert et Gaupp (27) décrivent les corps adipolymphoïdes au point de vue morphologique et histologique, chez la Grenouille.

L'artère qui les irrigue est une branche de l'artère urogénitale antérieure ; et la veine qui en sort se jette, ou dans la veine cave postérieure ou la veine génitale antérieure, ou encore la veine rénale. Les vaisseaux lymphatiques débouchent dans le sinus subvertébral. Les réserves adipeuses seraient principalement utilisées pour l'appareil génital et en second lieu pour le corps en général.

Robinson (28) expose ainsi la question : « On sait que la constitution histologique des corpora adiposa est celle des séreuses, avec cette différence qu'il existe dans les mailles du tissu conjonctif une quantité plus ou moins grande de graisse. Si l'on fait l'analyse chimique de cette dernière substance, on y trouve un grand nombre de matières grasses dont quelques-unes présentent les caractères de ces corps que l'on connaît aujourd'hui sous le nom de lipoïdes. J'ai examiné à cet égard les corps adipeux de la Grenouille, et j'ai constaté quelques-unes des propriétés chimiques des lipoïdes phosphorés (phosphatides). » M. Robinson a saupoudré les corps jaunes avec de la poudre de bronze ou du vermillon ; alors « les petites languettes s'animent de mouvements fibrillaires, grâce auxquels la matière pulvérulente est repoussée de bas en haut de façon fort visible. Au bout d'une heure, les particules ont gagné le pédicule du corps adipeux, puis elles montent vers la région diaphragmatique. Sans aucun doute, la substance métallique est happée dans cette expérience par le corps adipeux, et l'on se demande quels sont les organes de préhension ou de tact dans ces appendices. Je crois personnellement à l'existence de ces organes, quoique les recherches entreprises à ce sujet aient été négatives jusqu'à présent. »

Athanasiu et Dragoin (29) prétendent que l'abondance de l'infiltration graisseuse des muscles semble être subordonnée au développement des corps gras. Plus ces réserves sont abon-

dantes, plus l'infiltration des muscles est prononcée et vice versa.

Cet aperçu historique montre que la seule fonction de réserve a été retenue par les auteurs. Deux écoles sont en présence : l'une soutient que ces corps sont une réserve d'alimentation générale (réserve somatique), l'autre affirme qu'ils sont spécialement adaptés à une fonction de réserve génitale. Ces théories renferment toutes les deux, nous le verrons, une part de vérité. L'histologie nous montrera qu'à côté de cette fonction principale de réserve, il en existe une autre, évidemment importante, de lymphopoïèse. Quant à l'histoire du développement, elle est également très controversée ; y a-t-il lieu d'adopter telle manière de voir plutôt que telle autre ? Nous nous efforcerons en tous cas de conserver l'impartialité rigoureuse des recherches scientifiques.

I

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET TOPOGRAPHIQUE DES CORPS ADIPOLYMPHOIDES

Les corps adipolymphoïdes n'affectent pas la même forme chez tous les Batraciens. Nous étudierons successivement les 3 ordres. Il est possible de rapporter tous les aspects à 2 types principaux : 1° le type Anoure, digité ; 2° le type Urodèle, Gymnophione, entier ou lobé.

Les Batraciens Anoures. — Les corps adipolymphoïdes ont été suffisamment décrits chez la Grenouille pour que nous ne soyons pas obligé de le faire en détail. On sait qu'ils sont situés en avant de l'appareil génital et comme coiffant celui-ci. L'organe peut être divisé en deux parties : α) le corps, massif ; β) les digitations, plus ou moins nombreuses. En général, l'organe du côté gauche est le plus volumineux.

Nous avons trouvé, chez une Grenouille mâle, un corps adipolymphoïde présentant une structure très particulière. Les digitations, très nombreuses, se confondaient, déterminant un véritable lacis de filaments ; d'autre part, elles se prolon-

geaient jusqu'à la vessie urinaire et jusqu'au pancréas, organes auxquels elles étaient liées par des tractus péritonéaux. Ce cas tératologique appuie notre hypothèse des organes adipolymphoïdes, simple différenciation du péritoine ; ils n'ont pas, en effet, de forme ni de contours bien arrêtés ; le nombre des digitations varie dans la même espèce, d'individu à individu, suivant que la formation adypolymphoïde entoure un plus ou moins grand nombre de vaisseaux péritonéaux.

Nous donnerons dans ce chapitre les poids moyens trouvés au cours de nos recherches et nous désignerons par R le rapport $\frac{P}{p}$ du poids total de l'animal au poids des corps adipolymphoïdes. Comme nous le verrons plus tard, ce rapport est éminemment variable ; nous ne citerons ici qu'un chiffre moyen pour indiquer l'importance de ces organes dans les genres.

Ainsi, chez *Rana esculenta*, p peut varier de quelques milligrammes à plus d'un gramme et R de 30 à 2400, sans que P varie dans de grandes proportions. La moyenne pour R est de 450.

Chez *Rana tigrina*, une Grenouille géante du Tonkin, nous avions pour une femelle pleine : P = 246 grammes et $p = 6^{gr},950$; R = 35. Il existait une différence de poids très importante entre les deux corps adipolymphoïdes, le gauche pesant $5^{gr},550$ et le droit $1^{gr},400$.

Chez un mâle de la même espèce pesant $57^{gr},500$, les organes pesaient seulement $0^{gr},250$.

Chez *Bufo vulgaris*, la forme de l'organe étudié est identique, il est seulement plus ramassé, d'apparence plus robuste. Les poids sont aussi très variables et la moyenne pour R est 560.

Chez *Bufo melanostichus*, du Tonkin, les corps adipolymphoïdes sont très digités, affectant un panache (fig. 1). Chez un individu adulte pesant 47 grammes, $p = 0^{gr},300$. La moyenne pour R est 250.

Chez *Xenopus lævis*, du Cap (fig. 2), les corps adipolymphoïdes sont attachés à la membrane péritonéale en un point seulement, et flottent librement dans la cavité thoracique. Un mâle pesant $55^{gr},200$, possédait des corps de $0^{gr},555$.

Dans l'espèce *Callula pulchra*, les organes sont constitués de chaque côté par une bande de 3 à 4 centimètres de longueur (fig. 3), fixée à une extrémité et digitée à l'autre. Les digitations sont d'ailleurs très courtes et peu nombreuses. Chez une

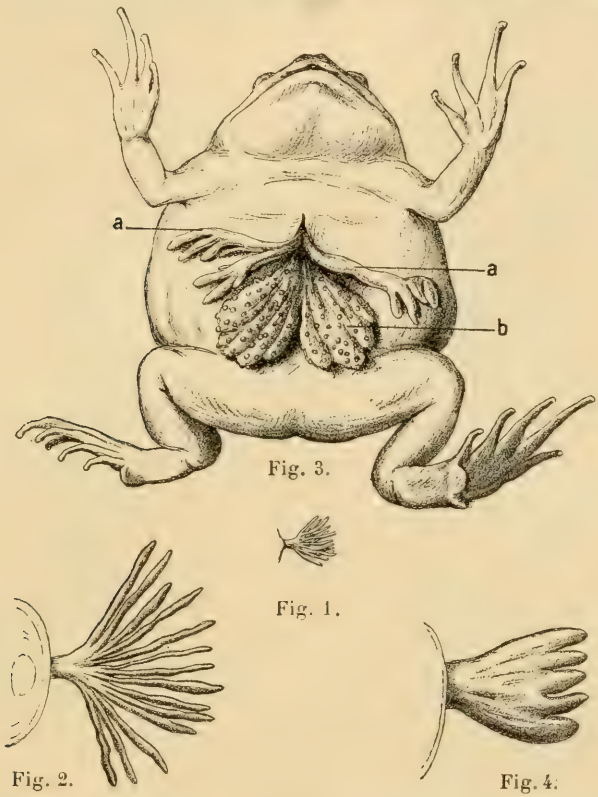


Fig. 1. — Corps adipolymphoïdes de *Bufo mélanostichus*. — Fig. 2. — Corps adipolymphoïdes de *Xenopus lævis*. — Fig. 3. — Corps adipolymphoïdes de *Callula pulchra* : *a*, corps adipolymphoïdes ; *b*, ovaire. — Fig. 4. — Corps adipolymphoïdes de *Discophus Antongilii*.

femelle, la ponte étant effectuée, nous avions P = 33 grammes ; p = 0gr,220 et R = 150.

Chez un jeune mâle, P = 25 grammes ; p = 0gr,018 et R = 1388.

Ce dernier cas ne peut d'ailleurs entrer dans la statistique, les organes génitaux n'étant pas complètement développés.

Les corps d'*Alytes obstetricans* ne présentent aucune particularité remarquable ; ils sont analogues à ceux de Rana et Bufo. Chez un mâle pesant 7gr,160, nous avons trouvé pour p : 0gr,190 et pour R : 37.

Dans l'espèce *Discophus Antongilii* (fig. 4) les corps sont massifs et les digitations très courtes, c'est le type Rana, mais dont la croissance aurait cessé avant le développement complet des digitations. Chez une femelle pleine, nous avons obtenu les chiffres suivants : P = 101 grammes, $p = 0^{gr},040$ et R = 2500.

Nous avons fait la moyenne générale de R pour les Batraciens Anoures et nous avons trouvé 418, chiffre qui nous paraît pouvoir s'appliquer sensiblement à tous les genres, en ne tenant compte, bien entendu, que du chiffre des centaines.

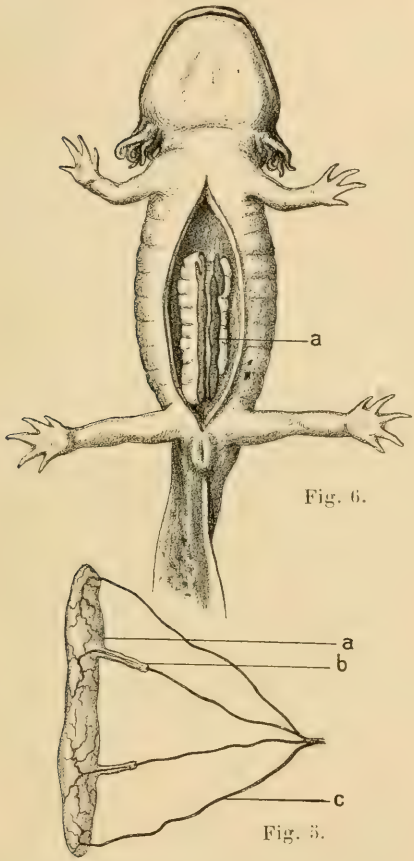
Les Batraciens Urodèles. — Nous avons étudié dans cet ordre les genres Triton et Axolotl, larve sexuée de l'Amblystoma. Chez toutes les espèces du genre Triton, les corps adipolymphoïdes sont représentés par une bande jaunâtre, longue de 2 à 3 centimètres, de largeur et d'épaisseur variables. Ils sont complètement enveloppés par le péritoine et n'offrent pas les digitations caractéristiques de ces organes chez les Anoures, ou plutôt ces digitations extrêmement fines sont disposées autour des vaisseaux qui irriguent l'organe, les enveloppant comme d'un manchon. Elles sont d'ailleurs très courtes, et disposées à l'inverse des digitations des Anoures. Quant aux vaisseaux, et il apparaît de façon évidente que les corps adipolymphoïdes ne sont que des parties spécialisées de la séreuse péritonéale, ils sont disposés en éventail, à la manière des vaisseaux péritonéaux en général, et spécialement des vaisseaux du mésentère, dont ils ne diffèrent aucunement.

Ici, ces organes sont situés au niveau de l'appareil génital (fig. 5). Quant au poids, nous avons par exemple : $P = 10^{gr},600$; $p = 0^{gr},050$ et R = 212, ou encore : $P = 5^{gr},500$; $p = 0^{gr},090$ et R = 51.

Chez l'*Axolotl*, qui présente très nettement le type Urodèle, les organes sont constitués par une bande très étroite, placée au niveau de l'appareil génital et en dedans. Cette bande, le plus souvent unique du côté droit, peut être divisée en deux branches du côté gauche ; on retrouve donc l'asymétrie caractéristique (fig. 6). Chez un animal pesant 43 grammes les

corps adipolymphoïdes pesaient $0^{gr},060$; R = 1050 chez une femelle ; P = 29 grammes, $p = 0^{gr},120$; P = 240.

Notre moyenne générale pour R est, chez les Urodèles, de 142 ; elle peut osciller entre 100 et 200.



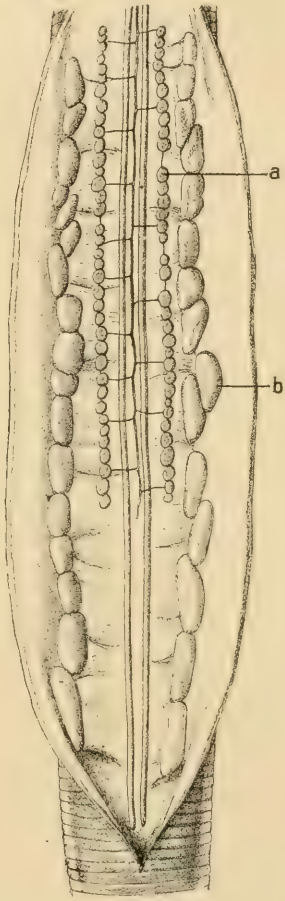


Fig. 5. — Corps adipolymphoïdes de *Triton cristatus* : *a*, corps proprement dit ; *b*, digitatures enveloppant les vaisseaux péritonéaux *c*, — Fig. 6. — Corps adipolymphoïdes de l'*Axolotl*.

Fig. 7. — Corps adipolymphoïdes de l'*Ichthyophis glutinosus* : *a*, testicules ; *b*, corps lobés.

Les Batraciens apodes ou gymnophiones. — Nous avons pu disséquer un *Ichthyophis glutinosus*. Les corps adipolymphoïdes sont très volumineux ; situés de chaque côté dans le péritoine en dehors des testicules moniliformes, au niveau et en arrière de ceux-ci (fig. 7). Ils s'étendent sur plus de la moitié de la longueur de l'animal (25 centimètres sur 40), et sont constitués

par des masses assez régulières, au nombre de 15 à 20, de chaque côté. Des vaisseaux vont parallèlement à l'axe du corps, d'un lobe à l'autre. Ici encore, le côté gauche est le mieux partagé, de sorte que cette asymétrie est commune à tous les Batraciens.

Le poids total de l'animal est de 56 grammes, le poids des corps adipolymphoïdes de 5^{gr}, 200 et R = 11.

C'est, pour R, le chiffre le plus faible que nous ayons trouvé pendant toutes nos recherches, c'est donc dans cet ordre que les corps adipolymphoïdes sont les plus développés. Nous sommes donc en contradiction avec Hoffmann, puisqu'il prétend que le maximun de développement se rencontre chez les Anoures. Cela ne veut pas dire que les corps adipolymphoïdes des Anoures n'aient pas atteint à un degré d'évolution plus élevé que ceux des Gymnophiones et des Urodèles, mais le trait caractéristique de cette évolution est bien plutôt la présence de digitations que le poids relatif comme le prétend Hoffmann ; car si la déduction de cet auteur était juste, il s'ensuivrait que les animaux les plus lourds seraient les plus élevés dans l'échelle animale ; conclusion évidemment absurde et en contradiction avec les données zoologiques et paléontologiques.

Il semble qu'il y ait comme un déplacement des corps adipolymphoïdes par rapport aux organes génitaux, ceux-ci étant en avant de ceux-là chez les Gymnophiones ; à la même hauteur chez les Urodèles et en arrière chez les Anoures, déplacement qui concorde tout à fait avec le tassement organique qui va en s'accentuant dans les trois ordres de la classe.

Les corps adipolymphoïdes du Lézard se présentent comme des disques de 1 centimètre environ de diamètre, situés en arrière des testicules, au niveau de la vessie et normalement en connexion avec le péritoine. Chez un animal du poids de 17 grammes au printemps, le poids des organes étudiés était de 0^{gr}, 280 ; le rapport $\frac{P}{p} = 60$ est très faible étant donnée la saison.

La couleur des corps adipolymphoïdes est variable : elle va, suivant les espèces, du jaune le plus orangé au gris jaunâtre ou même au blanc, parfois elle est franchement rouge. Ces diffé-

rences de coloration s'expliquent aisément par les variations de la teneur en graisses et en éléments figurés. Remarquons, en passant, que l'appellation de « corps jaune », est quelquefois erronée, en tout cas défectueuse ; elle fait, d'autre part, double emploi avec la locution « corps jaune » de l'ovaire des mammifères ; elle est donc à rejeter totalement de la nomenclature zoologique,

Nous exposons à la fin de ce chapitre les résultats de nos recherches sur le développement des corps adipolymphoïdes. Nous avons pu nous procurer la série complète des phases du développement chez Rana temporaria et Bufo vulgaris.

On ne rencontre aucune trace de corps adipolymphoïdes chez le Têtard, non plus que chez le jeune animal, alors qu'il perd sa queue, il n'y a donc pas, comme on pourrait le supposer, relation immédiate entre ceci et cela ; toutefois, il se peut que les matériaux de réserve émigrant de la queue et charriés par les leucocytes trouvent un débouché dans le nouvel organe qui se montre une semaine plus tard, alors que la Grenouille pèse vers 300 milligrammes. Les premières traces apparaissent au-dessus des organes génitaux, sous forme de manchons presque imperceptibles enveloppant de très fins vaisseaux péritonéaux. Peu à peu les digitations deviennent apparentes, et après quelques jours, alors que l'animal pèse 450 milligrammes, et que sa longueur atteint 44 millimètres de la tête à l'extrémité des membres postérieurs, les corps, d'un poids moyen d'un demi-milligramme, sont normalement segmentés, jaunâtres et renferment des réserves adipeuses. Leur développement est plus ou moins retardé ; c'est ainsi que chez des jeunes crapauds nous avons obtenu les chiffres suivants :

$P = 0^{gr},800$	$p = 0^{gr},0025$
$P = 0^{gr},467$	$p = 0^{gr},0004$
$P = 0^{gr},904$	$p = 0^{gr},0012$
$P = 0^{gr},647$	$p = 0^{gr},0024$

Les auteurs qui ont étudié avant nous le développement des corps adipolymphoïdes et qui ont seulement utilisé comme objet la Grenouille ont uniformément conclu, ou que les corps adipeux et l'appareil génital prennent naissance aux dépens d'une ébauche unique, ou que les uns dérivent de l'autre, ce qui

revient à peu près au même. L'accord est moins parfait lorsqu'il s'agit d'en déterminer exactement l'origine et Giglio-Tos parle d'une prolifération de la veine cave postérieure. Les auteurs, et Bouin en particulier, ont été les jouets d'une illusion basée sur la contiguïté de ces groupes d'organes. Les corps adipolymphoïdes apparaissent en effet beaucoup plus tard que l'appareil génital et n'ont de rapport avec lui qu'en ce qui concerne la distribution vasculaire ; cela n'a rien d'ailleurs qui puisse nous étonner puisque les organes se touchent chez les Anoures. Mais si l'on s'attache à l'étude des Urodèles et surtout des Gymnophiones, il devient évident que les rapports entre ces organes sont encore moins étroits et qu'il ne saurait être question d'une origine unique.

Nous pensons que l'origine des corps adipolymphoïdes est dans certains vaisseaux péritonéaux, dérivant de la veine cave, et autour desquels viennent s'accumuler des matériaux de réserve, qui remplissent les mailles de la séreuse et épousent la forme des vaisseaux. Nous verrons d'ailleurs dans le prochain chapitre qu'ils sont toujours recouverts par l'épithélium péritonéal.

II

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

La vascularisation. — Pour étudier la distribution vasculaire des corps adipolymphoïdes, nous avons pratiqué des injections. Le système vasculaire était au préalable lavé par un courant de solution physiologique, et l'injection d'une masse de gélatine colorée au bleu de Prusse ou au carmin était, pour le système vasculaire artériel, poussée par le bulbe avec les précautions ordinaires. Les corps étaient détachés et portés pendant douze heures dans une solution alcool-éther, qui dissolvait les graisses. Ils étaient ensuite passés pendant quelques heures dans l'essence de girofle pour l'éclaircissement, lavés au xylol, montés au baume de Canada, puis examinés au microscope.

L'artère principale, qui se divise dans le pédicule du corps, est, dans le genre Rana, une branche de l'artère allant au testicule. Elle vient de l'aorte. La provenance peut être différente dans les divers genres. Chaque artère secondaire a un diamètre d'environ 80 μ, à son entrée dans la digitation. Elle émet des artères de troisième ordre qui se résolvent en fines artérioles. Fait remarquable, et au sujet duquel nous sommes en désaccord avec Toldt, nous n'avons pas vu de réseau de capillaires proprement dit et la teinte bleue était uniforme sur toute la surface du corps, exception faite des artères, de coloration plus foncée. Cela, ainsi que les résultats histologiques postérieurs, semble indiquer que les artérioles s'ouvrent directement dans des lacunes interconjonctives faisant fonction de capillaires.

Pour l'étude du système vasculaire veineux (fig. 8), l'injec-

Fig. 8. — Lacis de veines et veinules injectées au chromate de plomb.

tion au chromate de plomb a été faite par l'oreillette droite et, passant par la veine cave, est arrivée dans la veine issue des corps adipolymphoïdes. Chaque digitation est parcourue par une veine dont le diamètre atteint 30 μ à l'origine. Elle fournit une arborisation très riche de veinules. Nous n'avons

pas vu de capillaires veineux et les veinules paraissent s'ouvrir directement dans les lacunes.

Avant d'exposer nos résultats histologiques proprement dits, nous indiquerons, en quelques mots, la technique employée. Les corps adipolymphoïdes, fixés au Zenker lorsqu'il s'est agi d'étudier spécialement les éléments figurés, au Flemming pour la distribution des graisses, ont été passés dans l'eau courante, puis la série des alcools à titre croissant, l'alcool absolu, un mélange d'alcool et de xylol, enfin dans le xylol pur, xylol et paraffine, paraffine molle et dure. Les coupes de 1 et 2 μ étaient débitées en séries avec le microtome de Minot, collées, traitées de la manière ordinaire et colorées à l'éosine glycérinée et l'hématoxyline, montées dans la glycérine ou le baume de Canada. Nous les avons examinées en nous servant d'un microscope de Nachet, obj. 7, ocul. 2, avec condensateur de Abbé.

Pour la confection des planches, nous avons souvent employé la microphotographie ; nous pensons que c'est la méthode par excellence pour donner une idée précise et juste de l'objet, le dessin à la chambre claire, travail d'analyse puis de synthèse, étant presque forcément schématique.

I. — *Traitement des corps adipolymphoïdes de Rana temporaria* par l'azotate d'argent. — L'azotate d'argent, en solution à 1 pour 200, a montré à la surface des corps la présence d'un épithélium pavimenteux. Le contour des cellules était très nettement marqué d'un dépôt d'argent, et les noyaux colorés par l'hématoxyline. Cet épithélium est identique à l'épithélium péritonéal, dont il est le prolongement.

II. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes de Rana temporaria.* — Nous avons pratiqué des coupes à diverses époques. Vers la fin de février, les corps adipolymphoïdes sont en régression. Dans le cas le plus général, la coupe montrait deux zones nettement différenciées : α) à l'extérieur, une bordure avec des mailles bourrées de cellules adipeuses de grandeur variable ; β) au centre, une zone d'où la substance adipeuse a disparu (fig. 9). Constatation très normale puisque les vaisseaux occupent le centre et qu'ils sont les voies d'évacuation des réserves. Les mailles du réticulum conjonctif ont de 30 à 40 μ

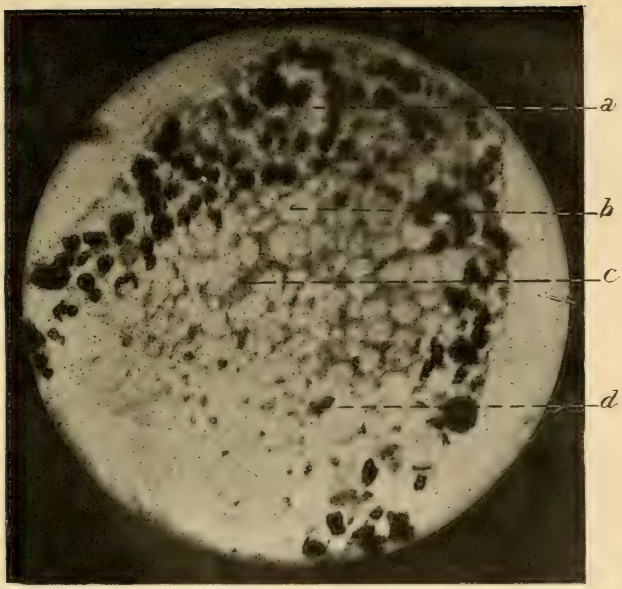


Fig. 9. — Coupe dans un corps adipolymphoïde de *Rana temporaria*. — Vue d'ensemble en mars : *a*, zone adipeuse ; *b*, zone centrale ; *c*, lacunes ; *d*, veinule.

Fig. 10. — Coupe dans un corps adipolymphoïde de *Rana temporaria* en mars : *a*, leucocytes granuleux ; *b*, une artère ; *c*, éléments hémoglobinifères ; *d*, lacune vasculaire ; *e*, lymphocytes ; *f*, cellules adipeuses.

de diamètre. Le tissu est revenu sur lui-même, et cependant des recherches orientées dans ce sens ne nous ont pas permis de déceler de fibres élastiques. La graisse est comme remplacée par des éléments figurés assez nombreux ; ce sont des hématies ordinaires dans les vaisseaux; et dans les alvéoles, des leucocytes hyalins mononucléaires, quelques lymphocytes et quelques leucocytes granuleux neutrophiles (fig. 10).

Dans quelques cas, et sur les corps adipolymphoïdes

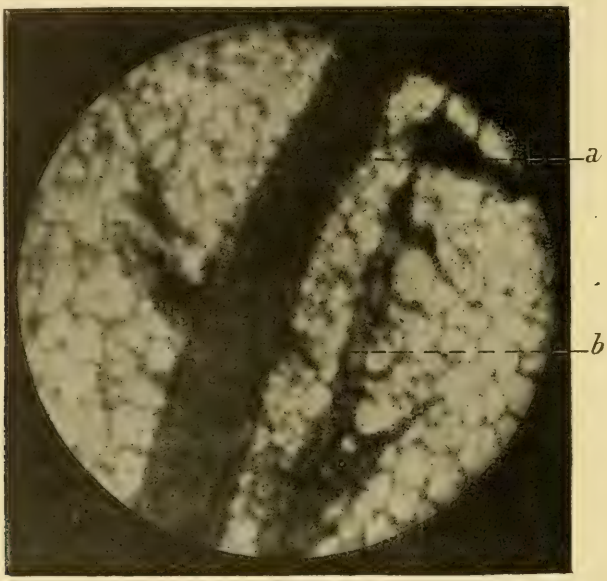


Fig. 11. — Coupe dans un corps adipolymphoïde rétracté de *Rana temporaria* : *a*, une veinule ; *b*, lacune vasculaire.

réduits à leur plus faible volume (contrairement à l'opinion de Prévost et Dumas, on les trouve toujours très facilement), on ne rencontre plus de cellules adipeuses (fig. 11). Les corps réalisent alors une seule fonction de leucopoïèse; les éléments blancs sont parsemés dans le tissu adénoïde, où ils trouvent un milieu relativement favorable à leur multiplication, parce que très oxygéné.

En septembre, le corps adipolymphoïde, toujours constitué par un tissu réticulé, adénoïde, analogue à celui des séreuses, présente des mailles d'un diamètre moyen de 50 μ, lesquelles sont uniformément bourrées de cellules adipeuses. Très peu

d'éléments figurés, quelques-uns de la série hémoglobinifère dans les vaisseaux et quelques leucocytes à l'extérieur. Les noyaux des cellules conjonctives sont peu visibles. Les artérioles, d'un diamètre de 50 à 100 μ, ont des parois épaisses (40 à 60 μ) et très musculaires ; les veinules pourraient être confondues avec de très larges capillaires, tant leur paroi est mince ; réunissant les deux systèmes, on trouve des lacunes interconjonctives, s'irridiant ou circulaires. Malgré nos efforts, nous n'avons pas trouvé de capillaires répondant à la définition anatomique, mais au point de vue fonctionnel, ils sont remplacés au mieux par les lacunes très nombreuses et uniformément réparties.

Exceptionnellement nous avons rencontré des corps adipolymphoïdes absolument vides de cellules adipeuses et d'éléments figurés leucocytaires. Il ne subsistait que la trame conjonctive et les vaisseaux peu fournis d'éléments. Dans ce cas anormal, la couleur des corps était absolument blanche.

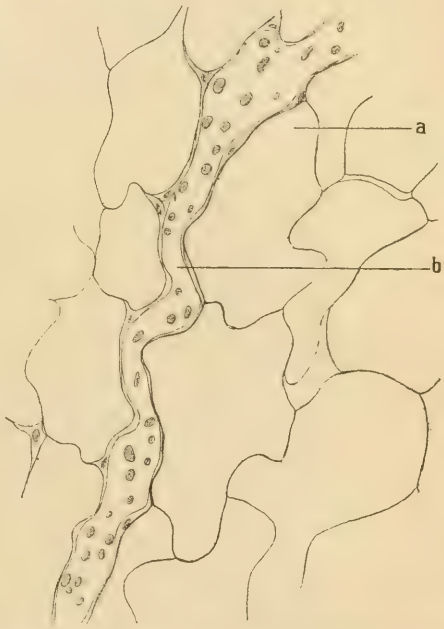


Fig. 12. — Coupe dans les corps adipolymphoïdes de *Rana tigrina* : *a*, larges alvéoles ; *b*, vaisseau lymphatique.

III. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes de Rana tigrina.* — En ce qui concerne la distribution vasculaire sanguine et élémentaire, il n'y a dans cette espèce aucune différence avec temporaria. Si nous en faisons mention, c'est uniquement parce que nous avons découvert des trajets lymphatiques très nets (fig. 12), facilement reconnaissables à leur forme et leur contenu lymphoïde. Ils vont en sinuant entre les cellules conjonctives, ont une paroi propre et un diamètre variant de 10 à 30 μ. Nous sommes très heureux de confirmer sur ce point les travaux de Giglio-Tos, qui pour la première

fois indiqua dans les corps adipolymphoïdes, un réseau lymphatique, en employant la méthode des injections.

IV. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes de Bufo vulgaris.* — La distribution vasculaire est la même que chez la Grenouille. Les graisses paraissent, dans le cas le plus général, uniformément dispersées et voisinent avec les éléments figurés. Nous avons rencontré des globules intéressants : ce sont des sortes d'hématies avec un noyau de 1 à 2 μ, on trouve parfois deux noyaux côte à côte dans la même cellule, qui fixent énergiquement les colorants. Nous n'avons pas pu identifier de façon exacte ces éléments avec ceux actuellement décrits.

Les mailles du tissu conjonctif sont de diamètre assez faible

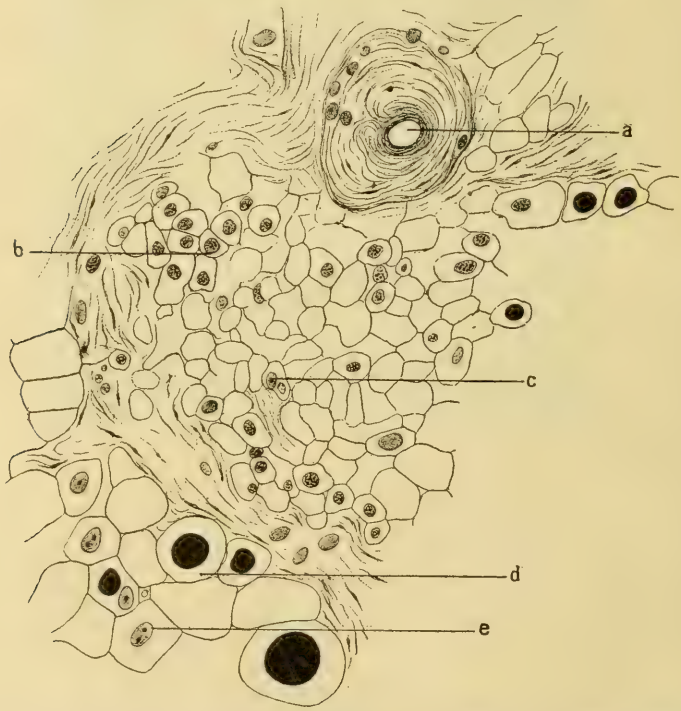


Fig. 13. — Coupe dans un corps adipolymphoïde de *Rufo vulgaris* : *a*, artériole; *b*, éléments en formation ; *c*, lymphocytes ; *d*, cellule adipeuse ; *e*, globule en division.

et ce tissu lui-même est remarquablement plus résistant que chez la Grenouille (fig. 13 et 14).

V. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes du Triton*

cristatus. — Les mailles sont très larges (40 à 100 μ), le tissu

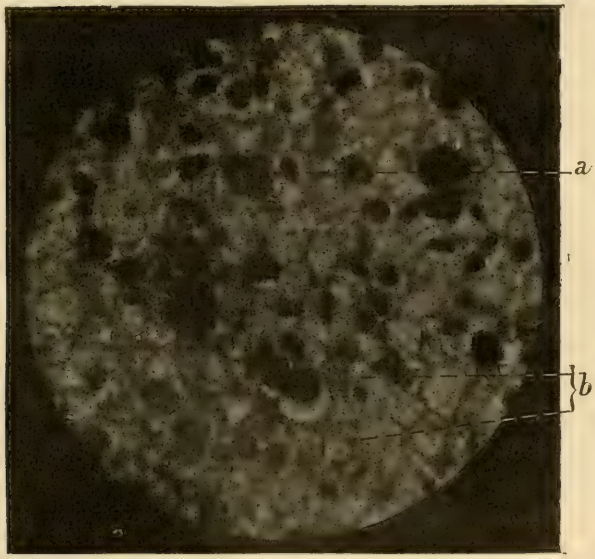


Fig. 14. — Coupe dans le corps adipolymphoïde de *Bufo vulgaris* : *a*, graisse uniformément répartie ; *b*, éléments figurés.

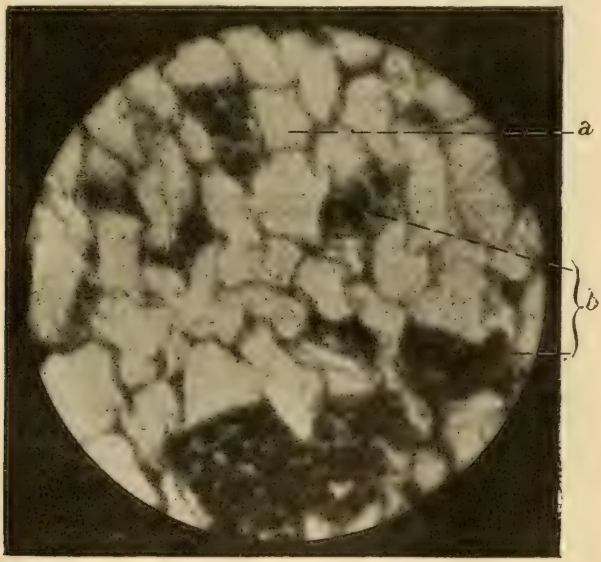


Fig. 15. — Coupe dans un corps adipolymphoïde de *Triton cristatus* : *a*, tissu conjonctif à mailles larges ; *b*, lacunes interconjonctives.

lâche et très fragile. On trouve de très nombreuses lacunes

vasculaires s'irradiant abondamment entre les fibres conjonctives (fig. 15). Les éléments ne présentent rien de particulier.

VI. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes de l'Axolotl.* — Ici, comme chez Triton et les Urodèles en général, les mailles du reticulum conjonctif sont très larges : elles atteignent fréquemment et dépassent 100 μ. Parmi les éléments, les leucocytes mononucléaires sont les plus abondants, avec quelques neutrophiles.

VII. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes de l'Ichthyophis glutinosus.* — Les mailles du réseau sont très larges, 100 à 150 μ, et bourrées de cellules adipeuses. Il n'existe pas, comme chez les Anoures, de vaisseau central, parcourant les segments d'un bout à l'autre, mais seulement des vaisseaux accessoires, dérivés des vaisseaux péritonéaux et pénétrant isolément dans chaque lobe.

VIII. — *Coupes dans les corps adipolymphoïdes de Lacerta*

Fig. 16. — Coupe dans un corps adipolymphoïde de *Lacerta viridis* : *a*, plage lymphocytaire,

viridis. — La structure est la même que chez les Batraciens. Les mailles sont larges (60 μ). La distribution élémentaire est remarquable : on rencontre de nombreuses plages exclusivement

constituées par de petits lymphocytes de 6 à 8 μ, très nombreux et très serrés. Il semble qu'on puisse les considérer comme des îlots plus spécialement adaptés au rôle lymphopoïétique (fig. 16).

Nous devons mentionner l'existence, dans les corps adipolymphoïdes de la Grenouille et du Crapaud, de plages constituées

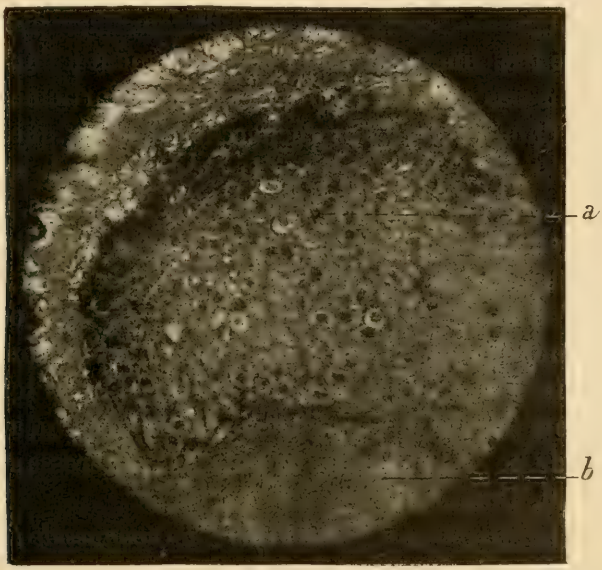


Fig. 17. — Coupe dans un corps adipolymphoïde de *Rana temporaria* : *a*, plage formatrice ; *b*, une artériole.

par des cellules à noyaux, encapsulées dans une substance amorphe. Nous ne savons pas certainement la valeur de ces plages, mais il y a tout lieu de supposer qu'elles sont un lieu de formation d'éléments figurés (fig. 17).

La constitution histologique des corps adipolymphoïdes est sensiblement la même que celle de la moelle osseuse. Même tissu conjonctif, même distribution graisseuse, éléments figurés. Seulement, dans la moelle osseuse, nous avons rencontré surtout des leucocytes de la série granuleuse ; dans les corps adipolymphoïdes, les leucocytes de la série hyaline sont, au contraire, plus nombreux.

Et à ce point de vue, il faudrait plutôt rapprocher les corps adipolymphoïdes d'organes tels que la rate ou les ganglions lymphatiques.

III

LA PHYSIOLOGIE DES CORPS ADIPOLYMPHOIDES

I. — Nous avons essayé de reproduire les expériences de M. Robinson et nous avons saupoudré à plusieurs reprises les corps adipolymphoïdes d'une Grenouille femelle, espèce temporaria, d'une très fine poussière : contrairement à l'auteur cité, nous n'avons pas constaté de progression de particules, ni dans un sens ni dans l'autre. Nos recherches histologiques ne nous ont pas montré d'organe préhensile ou de tact à la surface de ces corps, et nous concluons que ces cils vibratiles n'existent pas normalement. Si réellement l'expérience de M. Robinson a été effectuée dans les conditions indiquées, et nous n'avons pas lieu d'en douter, c'est qu'il apparaît sur ces organes, à une certaine époque et en vue d'une fonction particulière (probablement reproductrice), un système transitoire qu'on pourrait homologuer aux trajets vibratiles péritonéaux. Nous regrettons de ne pas connaître la date des intéressantes expériences de M. Robinson.

II. — *Résultats des pesées aux différentes époques de l'année.* — De mois en mois, nous avons pesé un certain nombre de Grenouilles (Rana temporaria) des deux sexes, prises autant que possible dans la nature. Nous ne donnons ci-dessous que des chiffres moyens en représentant par P le poids total de l'animal, par p le poids des corps adipolymphoïdes et par R le rapport $\frac{P}{p}$.

I. — Grenouilles adultes.

Décembre.

♀ P = 28gr,430 — p = 0gr,592 — R = 48
♂ P = 25gr,690 — p = 0gr,288 — R = 89

Février.

♀ P = 31gr,110 — p = 0gr,199 — R = 156
♂ P = 24gr,050 — p = 0gr,127 — R = 190

Mars.

♀ P = 34gr,350 — p = 0gr,191 — R = 179
♂ P = 34gr,300 — p = 0gr,054 — R = 637

Avril (avant la ponte).

♀ P = 60gr,000 — p = 0gr,025 — R = 2400
♂ P = 35gr,000 — p = 0gr,039 — R = 885

Mai (après la portée).

♀ P = 25gr,300 — p = 0gr,014 — R = 1807
♂ P = 36gr,090 — p = 0gr,114 — R = 315

Juin.

♀ P = 37gr,300 — p = 0gr,294 — R = 130
♂ P = 33gr,500 — p = 0gr,165 — R = 196

Juillet.

♀ P = 35gr,400 — p = 0gr,393 — R = 90
♂ P = 28gr,300 — p = 0gr,126 — R = 145

Août.

♀ P = 42gr,000 — p = 0gr,580 — R = 76
♂ P = 42gr,000 — p = 0gr,380 — R = 108

Septembre.

♀ P = 43gr,660 — p = 0gr,814 — R = 53
♂ P = 33gr,280 — p = 0gr,270 — R = 123

Octobre.

♀ P = 39gr,740 — p = 1gr,280 — R = 31
♂ P = 29gr,560 — p = 0gr,410 — R = 72

Novembre.

♀ P = 45gr,000 — p = 1gr,286 — R = 35
♂ P = 38gr,200 — p = 0gr,415 — R = 92

Nous donnons (fig. 18) la courbe des variations de R pendant l'année. Pour l'établir nous avons porté en abscisse les mois, et en ordonnée une longueur représentant le poids de l'organe adipolymphoïde par unité de poids du corps de l'animal, c'est-à-dire le nombre $\frac{p}{P}$.

Diagramme des variations de R. — L'étude de ces courbes et l'examen des chiffres permettent de constater : 1° que le poids des corps adipolymphoïdes passe par un maximum, qui a lieu en octobre, au début de l'hibernation ; 2° que ce même poids passe par un minimum, en avril au moment de l'ovulation ; 3° que les corps adipolymphoïdes sont plus développés chez la femelle que chez le mâle ; 4° que R varie dans de plus grandes proportions chez la femelle que chez le mâle.

Les premiers résultats concordent dans leurs grandes lignes avec ceux de Justus Gaule, qui a étudié les variations chez

Rana esculenta ; c'est-à-dire que lui aussi a trouvé un maximum et un minimum. Si leurs dates ne sont pas identiques, c'est que les espèces étudiées sont différentes et plus ou moins précoces ;

Fig. 18. — Diagramme des variations du poids relatif des corps adipolymphoïdes chez *Rana temporaria.*

il faut remarquer aussi que les points extrêmes d'une telle courbe peuvent se déplacer légèrement et sont fonction, non seulement de l'espèce, mais encore des conditions climatériques ; quant à l'allure générale de la courbe, elle est à peu près constante. Gaule a trouvé, et sur ce point nous sommes en désaccord, que les corps adipolymphoïdes sont plus développés et varient dans de plus grandes proportions chez le mâle que chez la femelle. Cela pourrait s'expliquer par la différence des espèces utilisées, mais dans les chiffres donnés par Gaule nous relevons certaines étrangetés qui peuvent être incriminées. C'est ainsi qu'à la page 513 de son mémoire, on trouve du 2 juillet au 6 juillet des poids de corps adipeux, variant de de $0^{gr},006$ à $0^{gr},025$; brusquement, le 10 juillet et les jours suivants, les poids atteignent $0^{gr},500$. Comment expliquer un pareil saut, à un pareil moment ?

D'autre part on rencontre assez fréquemment, dans les listes de Gaule, des poids marqués $0^{gr},000$; les Grenouilles en question étaient-elles privées de corps adipolymphoïdes ? Il va sans dire que ces critiques de détail n'infirment en rien la valeur du travail de Gaule et que nos résultats concordent généralement avec les siens.

II. — Grenouilles pêchées en juin et examinées après un jeûne de deux mois dans l'aquarium.

♀ P = $36^{gr},550$ — p = $0^{gr},068$ — R = 533
♂ P = $31^{gr},430$ — p = $0^{gr},046$ — R = 681

III. — Jeunes Grenouilles.

α. Grenouilles de quelques mois.

♀ P = $6^{gr},150$ — p = $0^{gr},022$ — R = 279
♂ P = $5^{gr},670$ — p = $0^{gr},006$ — R = 945

β. Grenouilles d'un an.

♀ F = $14^{gr},250$ — p = $0^{gr},112$ — R = 126
♂ P = $14^{gr},850$ — p = $0^{gr},029$ — R = 512

IV. — Crapauds.

α. Examinés au moment de la ponte.

♀ P = $103^{gr},000$ — p = $0^{gr},082$ — R = 1256
♂ P = $58^{gr},200$ — p = $0^{gr},095$ — R = 612

β. Examinés en juin.

♀ P = $64^{gr},000$ — p = $0^{gr},413$ — R = 155
♂ P = $60^{gr},550$ — p = $0^{gr},289$ — R = 209

V. — Tritons.

Février.

♀ P = $9^{gr},700$ — p = $0^{gr},152$ — R = 64
♂ P = $9^{gr},700$ — p = $0^{gr},075$ — R = 129

Mai (avant la ponte).

♀ P = $10^{gr},700$ — p = $0^{gr},050$ — R = 212
♂ P = $8^{gr},100$ — p = $0^{gr},095$ — R = 84

Juin.

♀ P = $5^{gr},500$ — p = $0^{gr},090$ — R = 61
♂ P = $4^{gr},200$ — p = $0^{gr},060$ — R = 70

L'examen de ces chiffres permet de constater : 1° que l'animal, mis sans nourriture dans un aquarium, voit le poids de ses corps adipolymphoïdes diminuer rapidement ; 2° que les rapports R sont sensiblement les mêmes dans le genre Rana et

Bufo, que ce rapport est plus faible chez Triton et que ce dernier possède des corps adipolymphoïdes proportionnellement plus volumineux ; 3° que dans les trois genres étudiés R varie sensiblement dans les mêmes proportions.

De tous les résultats précédemment acquis, nous pouvons donc conclure que : 1° la réserve adipeuse des corps adipolymphoïdes est utilisée toutes les fois que l'animal se trouve dans de mauvaises conditions de nutrition, particulièrement pendant l'hibernation ; 2° que cette réserve sert aussi au développement des éléments sexuels, surtout à l'élaboration du deutoplasme de l'œuf.

Les poids moyens isolés montrent encore que R est assez constant dans une même espèce et à la même époque ; l'étude de trois espèces du genre Triton indique que, dans un même genre, R reste sensiblement le même.

III. — *Du rapport entre les réserves générales de l'animal et les réserves des corps adipolymphoïdes.* — Nous pouvons confirmer, au moins en ce qui concerne les Grenouilles, les résultats de Athanasiu et Dragoin, à savoir que, plus les réserves des corps adipolymphoïdes sont abondantes, plus l'infiltration des muscles en graisse est prononcée, et vice versa. Le plus souvent pourtant, bien que les réserves adipeuses soient abondantes, les muscles ne sont pas infiltrés ; quand les muscles sont infiltrés, les réserves sont toujours abondantes. Il n'y aurait donc pas lieu d'établir une règle générale, ni de formuler une loi, mais seulement de constater une tendance.

Il ne paraît d'ailleurs pas en être de même chez les Tritons où nous avons rencontré, et à plusieurs reprises, des corps adipolymphoïdes très petits : 5 milligrammes par exemple, alors qu'il existait au niveau des muscles abdominaux des masses adipeuses pesant 75 milligrammes.

IV. — *De la teneur en graisses des corps adipolymphoïdes.* — Nous avons, à différentes époques, extrait par l'éther-alcool les graisses des corps adipolymphoïdes de Rana temporaria ; elles représentaient ; en avril, 1 p. 100 du poids ; en juin,

67 p. 100 ; en août, 74 p. 100 ; en novembre, 85 p. 100, la différence étant constituée par le tissu de soutien et les éléments figurés. Ces chiffres confirment pleinement les conclusions précédentes.

Chez Rana tigrina, le poids des graisses atteignait 79 p. 100 du poids des corps adipolymphoïdes et, dans l'espèce Ichtyophis glutinosus, 96 p. 100. C'est la teneur la plus forte que nous ayons rencontrée.

Nous avons examiné l'huile jaune d'or ainsi obtenue ; nous n'avons pu reconnaître, au microscope polarisant, aucun de ces corps arrondis, biréfringents, donnant la croix caractéristique des lécithines. Par contre, l'examen spectroscopique nous a permis de déceler la présence de lipoïdes.

V. — *L'ablation des corps adipolymphoïdes chez Rana temporia.* — Nous avons pratiqué, en novembre, l'ablation des corps adipolymphoïdes, sur des Grenouilles des deux sexes. Après avoir fendu la peau et ouvert la cavité abdominale sur la ligne médiane, et en respectant, autant que possible, les vaisseaux, nous sectionnions avec de fins ciseaux le péritoine entourant les corps. Ceux-ci étaient extraits et la plaie recousue au catgut. Les Grenouilles opérées ont été placées dans l'aquarium après un séjour d'un mois dans une atmosphère saturée d'humidité. La proportion des survivants est de moitié environ ; elle aurait probablement été plus forte si les animaux avaient été rejetés dans une mare. En mars nous avons procédé à l'examen de nos sujets et nous avons constaté ; 1° que l'opération n'avait en rien affecté les fonctions essentielles, puisque les animaux ont survécu ; 2° que les produits sexuels, les œufs en particulier, étaient normalement développés ; 3° que les animaux opérés s'accouplaient normalement. Ces résultats opératoires indiquent nettement que, malgré leur proximité des organes génitaux, les corps adipolymphoïdes ont surtout une fonction de réserve somatique. Les produits génitaux s'élaborent aux dépens des réserves générales, pas seulement aux dépens de réserves localisées. La courbe précédemment obtenue peut d'ailleurs très bien être interprétée de cette façon, les réserves s'élaborant de mai à octobre, pendant la belle saison, et étant utilisées de novembre à avril, à peu près uniformément.

Nous avons constaté, chez un individu opéré, la régénération, dans le péritoine, entre l'estomac et le duodénum, de plusieurs petits corps adipolymphoïdes; l'un avait la forme d'un trèfle et mesurait 5 millimètres dans sa plus grande dimension ; les autres se présentaient comme de petites sphères de 2 millimètres de diamètre. Des vaisseaux péritonéaux les irriguaient abondamment. Nous ne pouvons expliquer ce fait remarquable que par la nécessité d'accomplissement d'une des fonctions de ces corps, et c'est évidemment la lymphopoïèse.

Il y a lieu de faire encore une remarque au sujet du volume très petit des corps adipolymphoïdes examinés en novembre 1911, tant chez les sujets que nous utilisions personnellement, que chez ceux, très nombreux, disséqués par les étudiants et que nous avons étudiés à ce point de vue. La cause en est, suivant nous, dans la sécheresse persistante qui a sévi sur nos contrées pendant l'été de l'année 1911. Les Batraciens furent placés dans de très mauvaises conditions pour la constitution de leurs réserves, et il se pourrait que, cette année, le nombre des têtards soit réduit.

Giglio-Tos a constaté une analogie entre les corps lymphoïdes des Téléostéens et les corps adipeux des Batraciens; Parker a trouvé, chez un Dipneuste, un intermédiaire entre eux. Il résulte de nos recherches que l'analogie s'étend plus loin que ne le pensaient ces auteurs, puisqu'il est hors de doute que, comme les corps lymphoïdes des Téléostéens, mais a un degré moindre sans doute, ils ont une fonction de lymphopoïèse. Progressivement, en allant des Téléostéens aux Batraciens et aux Reptiles, la fonction de réserve adipeuse de ces corps a pris la prépondérance, alors que la fonction de lymphopoïèse allait en diminuant d'importance.

IV

CONCLUSIONS

I. — La désignation de « corps jaunes », pour les organes des Batraciens que nous avons étudiés, est imprécise et incom-

plète ; celle de « corps adipeux », déjà meilleure, ne définit pas suffisamment le double rôle de ces organes : il y a lieu d'adopter une nouvelle appellation zoologique, celle de corps adipolymphoïdes.

II. — Au point de vue morphologique, on peut rapporter les organes adipolymphoïdes des Batraciens à deux types principaux : 1° le type Anoure, digité ; 2° le type Gymnophione, Urodèle, entier ou lobé.

III. — Les corps adipolymphoïdes sont proportionnellement plus développés chez les Gymnophiones que chez les Urodèles, et chez les Urodèles que chez les Anoures.

IV. — Il semble qu'il y ait comme un déplacement d'arrière en avant des corps adipolymphoïdes, depuis les Gymnophiones aux Anoures.

V. — Les organes adipolymphoïdes et l'appareil génital ont une origine distincte.

VI. — Le système vasculaire des corps adipolymphoïdes ne paraît pas présenter de capillaires proprement dits ; la circulation est surtout lacunaire.

VII. — Il existe un système vasculaire lymphatique.

VIII. — Les cils vibratiles ne nous paraissent pas exister à la surface des corps adipolymphoïdes. Ils ne seraient en tout cas qu'une différenciation transitoire du protoplasme.

IX. — L'étude histologique des corps adipolymphoïdes montre que leur structure est celle d'une séreuse ; le développement, la topographie et la morphologie, d'autre part, semblent indiquer qu'ils sont une simple adaption du péritoine en vue de fonctions bien déterminées.

X. — Les corps adipolymphoïdes ont une double fonction : α) de réserve, les graisses s'accumulant pendant la belle saison et étant utilisées, surtout lors du sommeil hibernal, accessoirement pour le fonctionnement de l'appareil génital ; β) de lymphopoïèse, surtout active pendant le printemps et l'été. Les éléments figurés de la série leucocytaire s'y multiplient abondamment ; quelques-uns, peut-être, peuvent y prendre naissance aux dépens des cellules conjonctives.

XI. — La teneur en graisses des corps adipolymphoïdes

varie progressivement depuis un minimum, lors de la ponte, jusqu'à un maximum, à l'entrée de l'hiver.

XII. — L'ablation des corps adipolymphoïdes permet la survie de l'animal et n'entrave pas la ponte, ni l'accouplement.

XIII. — Les corps adipolymphoïdes peuvent se régénérer en d'autres endroits du péritoine, probablement en vue de la lymphopoïèse

XIV. — Les corps adipolymphoïdes sont les homologues des corps lymphoïdes des Poissons osseux, mais à un stade plus élevé dans le perfectionnement.

BIBLIOGRAPHIE

1. Swammerdamm, Bilia Naturæ, pars I, t. II, p. 794. Leydæ, 1738.
2. Roesel von Rosenhof. — Historia naturalis ranarum Norimbergæ, 1758.
3. Meckel. — Ueber die Schilddruse, nebennieren und einige, lhen verwandten Organe (*Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anat. und Phys. von Meckel*, 1806).
4. Ratke. — De Salamandrarum corporibus adiposis, 1818, p. 4.
5. Prévost et Dumas. — *Annales des Sciences naturelles*, 1824, t. I.
6. Cuvier. — Leçons d'Anatomie comparée, t. VIII, p. 113, 1846.
7. Duvernoy. — Fragments sur les organes génito-urinaires des Reptiles et leurs produits (*C. R. Acad. des sc.*, Paris, t. XIX, 1844, p. 592; *Mém. Acad. des sc.*, t. XI, 1851, p. 25).
8. Gruby. — Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grenouille (*Ann. Sc. nat.*, 2e sem., t. XVII, 1842, p. 220).
9. Reichert. — *Arch. für Anat. und Phys. von Müller*, 1850, p. 28.
10. Lereboullet. — Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés (*Nova Acta Acad. nat. curios.*, t. XXIII, pl. XIV, 1851).
11. Von Wittich. — Beiträge zur Morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn und Geschlechtswerkzeuge der nakten Amphibien (*Zeitschr. f. Wissensch., Zool.*, t. IV, p. 149, 1853).
12. Eckert. — Die Anatomie des Frosches, 1864.
13. Balsamo Crivelli et Maggi. — Alcuni cenni sovra lo studio dei corpi frangiati delle rane (*Rendiconti del R. Instituto lombardo di scienze e lettere*, série 2, vol. II, p. 716, 1869).
14. Toldt. — Beiträge zur Histologie des Fettgewebes (*Sitzung Berichte d. k. Akad. d. Wissensch.*, Wien, t. LXII, série 2, 1870).
15. Milne-Edwards. — Leçons sur la Physiologie, t. VIII, p. 487, 1873.
16. Meyer. — Beiträge zur Anatomie des Urogenitals-systems der Selachier und Amphibien (Séances de la « Natur. gesell. Leipzig », 1875).
17. Hoffmann. — Bronn's Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig und Heidelberg, p. 474, 1873-1878.
18. Giles. — Development ot the fatbodies in Rana temporaria, a contribution to the history of the Pronephros (*Quart. Journ. of Microsc. Sc.*, p. 133, vol. XXIX, 1889).
19. Marschall et Bless. — The development of the Kidneys and fatbodies in the frog (*Stud. from the biolog. Labor. of the Owens College*, t. II, 1890).
20. Wiederscheim. — Traité d'Anatomie comparée, 1890.
21. Parker. — On the Anatomy and Phys. of Protopterus annectens (*Trans. R. Inst. Acad. Dublin*, t. XXX, p. 185-186, 1892).
22. Carl Vogt et E. Jung. — Traité d'Anatomie comparée, t. II, p. 614, 1894.
23. Giglio-Tos. — Sui corpi grassi degli anfibi (*Acti dell' Academia Reale delle scienze de Torino*, vol. XXX, 1895.
    — Sull'origine de' corpi grassi negli anfibi (*Acti della Reale dell' Academia Scienze di Torino*, 1896).
    — Sur les corps gras des Amphibies (*Arch. de Biologie*, t. XXV, 1896).

24. Neumann. — Hematologische Studien Uber die Blut bildung bei Fröschen (*Virchow's Arch.*, Bd CXLIII, 1896).
25. Bouin. — Origine des corps adipeux chez *Rana temporaria* (*Bibliographie anatomique*, t. VII, 1899).
26. Gaule. — Die Veränderungen des Froschorganismus während des Jahres (*Arch. für die ges. Physiologie*, t. LXXXVII, 1901).
27. Eckert et Wiedersheim, revue par Gaupp. — Anatomie des Frosches, t. III, p. 355, 1904.
28. Robinson. — *Note C. R. Acad. des Sc. Paris*, t. CXLVII, 1908.
29. Victoroff Constantin. — Zur Kenntniss der Veränderungen der Fettgewebe beim Frosche während des Winterschlafes (*Arch. gesam. Phys. Bonn*, 1908).
30. Athanasiu et Dragoin. — Sur la migration de la graisse dans le corps de la Grenouille pendant les quatre saisons (*Arch. Soc. Biol.*, t. LXVII, 1909).
31. Pierre von Kennel. — *Note C. R. Acad. des Sc., Paris*, t. CLIII, 1911.
— *Note C. R. Acad. des Sc. Paris*, t. CLIII, p. 505, 1911.
— *Note C. R. Acad. des Sc., Paris*, t. CLIV, p. 1378, 1912.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.
Introduction 219
Historique 221
Étude morphologique et topographique des corps adipolymphoïdes. Leur développement 227
Recherches histologiques 234
La physiologie des corps adipolymphoïdes 244
Conclusions 250
Index bibliographique 253

HABITAT ET GÉONÉMIE
D'AËPOPHILUS BONNAIREI SIGNORET

Par R. LIENHART

PRÉPARATEUR DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY.

En août 1911, lors d'un séjour au Laboratoire Maritime de l'île Tatihou (1), j'ai récolté un Hémiptère marin peu commun. Cet Hémiptère est l'*Aëpophilus Bonnairei* Signoret, jusqu'à présent signalé dans un nombre très restreint de stations; les documents que j'ai pu réunir sur cet Insecte permettent d'en établir la géonémie provisoire. Je ferai précéder cette étude de distribution géographique d'une courte description morphologique et de quelques indications relatives à la biologie d'*Aëpophilus*.

MORPHOLOGIE

On trouvera une description détaillée d'*Aëpophilus Bonnairei* dans la note de Signoret et dans le Synopsis des Hémiptères Hétéroptères de France de Puton, où cette description est reproduite; Puton y répète même l'erreur de Signoret, qui a pris le mâle d'*Aëpophilus* pour la femelle et réciproquement, erreur qui fut plus tard corrigée par Kœhler.

Le mâle et la femelle d'*Aëpophilus Bonnairei* ont une longueur de 3 millimètres et une largeur de 1 millimètre et demi; la couleur générale est d'un jaune brunâtre foncé; la tête noire, aux yeux rouges, est de forme conique, arrondie, finement et rarement ponctuée; les joues sont larges, les antennes insérées

(1) Je prie M. E. Perrier d'agréer l'expression de ma vive reconnaissance pour avoir bien voulu m'admettre au Laboratoire de Tatihou; je remercie mes amis R. Jolly et R. Voiry, de Paris, qui m'ont aidé par leurs recherches à préciser certaines indications.

entre les yeux et la naissance du rostre. Le prothorax, un peu plus court que la tête, a le bord antérieur légèrement concave, le postérieur presque droit; les côtés sont un peu convexes. Les

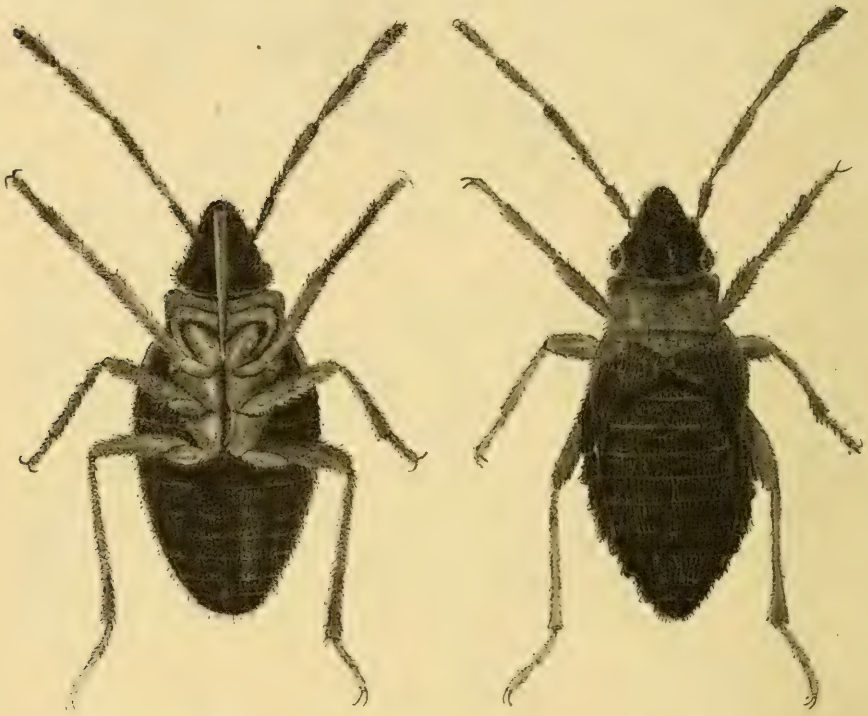


Fig. 1. Fig. 2.

élytres sont très courts, terminés en pointe aiguë au côté externe qui est le plus long, concaves au côté interne qui présente un repli saillant; les ailes manquent. L'abdomen, que les élytres laissent presque entièrement à découvert, est convexe en dessus et en dessous, il est noir et recouvert d'une fine pubescence soyeuse. Toutes les hanches sont contiguës; les pattes sont médiocres, les cuisses un peu épaisses, les tibias légèrement comprimés, un peu plus larges au sommet, les griffes sont noirâtres (fig. 1, 2, 3).

D'après Signoret, l'armature génitale est située au-dessus de l'abdomen chez la femelle et en dessous chez le mâle; en 1885, Kœhler a démontré que Signoret avait fait là une erreur d'interprétation de sexe; il a pu, en effet, reconnaître avec certi-

tude la présence d'œufs dans les individus que Signoret considérait comme mâles. D'ailleurs, les armatures génitales ressemblent bien aux organes copulateurs connus chez les autres Hémiptères.

La larve d'*Aëpophilus* est un peu plus petite et plus aplatie que l'Insecte parfait, dont elle diffère par une coloration plus pâle, par l'absence d'armature génitale et d'élytres.

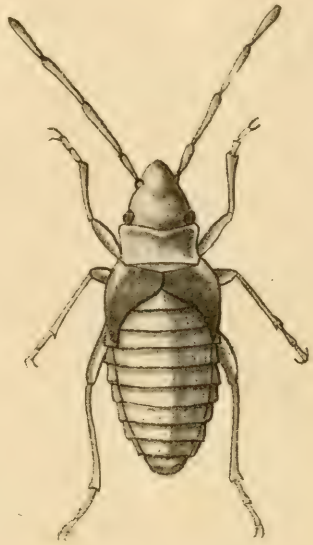


Fig. 3.

HISTORIQUE ET PLACE D'AËPOPHILUS DANS LA SYSTÉMATIQUE.

Aëpophilus Bonnairei fut trouvé pour la première fois à l'île de Ré, en 1878, par le baron Bonnaire, qui communiqua sa trouvaille à Signoret ; celui-ci décrivit cet Hémiptère nouveau comme genre et comme espèce, et le dédia au baron Bonnaire. La même année, Puton, sur le point de publier son Synopsis des Hémiptères Hétéroptères de France, reçut de Signoret un exemplaire d'*Aëpophilus* et la description qu'il en avait faite; il la publia *in extenso* dans son Synopsis en addenda de la famille des Hydrométrides. Plus tard, en 1899, Bergroth donne d'excellentes raisons pour placer le genre *Aëpophilus* dans une famille spéciale, celle des Aëpophilides (1).

HABITAT

Quand, en 1878, le baron Bonnaire trouva pour la première fois l'*Aëpophilus* à l'île de Ré, il le récolta à marée basse, sous des pierres fortement enfoncées dans la vase et en compagnie d'un

(1) Dans sa note sur *Aëpophilus* (1899) Bergroth dit : « Dans le catalogue de Lethiery et Séverin (1896) *Aëpophilus* fut sur mon instigation placé dans une famille spéciale entre les *Saldidæ* el les *Ceratocombidæ*, et je persiste à considérer cette classification comme correcte. »

petit Coléoptère marin, l'*Aëpus Robini* Lab. Les divers chercheurs qui l'ont retrouvé depuis l'ont découvert dans des habitats analogues ou différents. Kœhler, qui l'a récolté à l'île de Jersey, s'exprime ainsi au sujet de sa découverte : « J'ai trouvé *Aëpophilus Bonnairei* à mer basse sous des pierres fortement adhérentes au sol et situées assez profondément au milieu des graviers ; il paraît s'y tenir immobile pour courir avec rapidité dès qu'on soulève le bloc qui le recouvre, et ce en des points qui découvrent à toutes les marées. Il est associé à *Nesæa bidentata*, *Gammarus marinus*, *Phascolosoma elongatum*, *Nereis cultrifera*, etc. » Kœhler dit aussi avoir trouvé également l'*Aëpophilus* à l'île de Sercq, dans les grottes du Gouliot, c'est-à-dire à un endroit qui ne découvre qu'aux plus fortes marées. Il faut donc admettre que cet Hémiptère est capable de vivre plusieurs jours de suite sans être obligé de renouveler sa provision d'air. Ce fait m'explique la découverte que j'ai faite d'*Aëpophilus Bonnairei* à l'île Tatihou, en un lieu (1) qui de même ne découvre complètement qu'aux grandes marées ; au demeurant, les conditions étaient les mêmes que celles décrites par Signoret et par Kœhler : l'Insecte se tenait caché sous d'énormes blocs de granit à demi envasés ; pour soulever ces énormes pierres, un levier a été nécessaire. Exposés ainsi brusquement à la lumière, les *Aëpophilus* fuyaient éperdus dans toutes les directions. Je les ai trouvés associés à l'Isopode *Nesæa bidentata* et au curieux Gastéropode pulmoné *Alexia;* mais il n'y avait pas d'*Aëpus Robini* ; ce Coléoptère est cependant assez commun à l'île Tatihou, mais à un niveau supérieur à celui où fut rencontré *Aëpophilus ;* on le trouve un peu partout sous les pierres de la zone à *Fucus vesiculosus*.

Je n'ai malheureusement pas pu étudier comme je l'aurais voulu les mœurs d'*Aëpophilus Bonnairei* : une étude complète sur ce point est à faire ; mais pour cela il faudrait être sur place et surprendre l'Insecte de temps à autre pour pénétrer les secrets de sa vie. Comment peut-il vivre ainsi de

(1) Je recherchais des *Aëpus Robini* au lieu dit pointe du Cava, en compagnie de M. Malard, sous-directeur du Laboratoire maritime de Tatihou, lorsque, en soulevant un énorme bloc de granit, nous trouvâmes, non pas des *Aëpus*, mais une dizaine d'*Aëpophilus* que j'ai pu recueillir.

nombreux jours au fond des eaux, privé d'air ? Il est vraisemblable qu'il vit dans de véritables cloches à plongeur formées par les voussures des vastes pierres sous lesquelles il s'abrite et qui à chaque marée emprisonnent de l'air.

Aëpophilus ne vit pas toujours dans des retraites aussi profondes. En janvier 1912, mon ami R. Jolly m'envoyait, en me priant de le déterminer, un Hémiptère qu'il avait récolté en août 1911 à Roscoff, dans les circonstances que voici : « J'ai trouvé, me dit-il, cet Hémiptère à l'île de Sieck, en un endroit où la côte rocheuse est très découpée, dans la zone des *Fucus* ; il se déplaçait sur la face dorsale d'*Asterias glacialis* ; il y avait un certain nombre de ces Insectes. » Cet Hémiptère n'était autre qu'*Aëpophilus Bonnairei* ; ses rapports avec l'Astérie étaient pour le moins inattendus et on serait tenté de les attribuer à une circonstance fortuite si, en 1888, Keys ne nous disait avoir trouvé un adulte d'*Aëpophilus* sur une Étoile de mer. De même Marquand, en 1887, trouve, à deux milles de Penzance, à Mousehole, à la limite des Laminaires, trois adultes d'*Aëpophilus* sur *Asterias glacialis* ; le fait n'est donc pas nouveau. Ce rapprochement d'*Aëpophilus* et de l'Astérie est-il oui ou non un fait de commensalisme ? ou tout au moins de commencement de commensalisme ? On peut supposer que les Astéries se rencontrant abondamment dans la zone habitée par les *Aëpophilus*, ceux-ci voyagent à leur surface comme ils le feraient sur tout autre substratum ; sur l'Astérie ils se détachent mieux et ces petits corps sombres se mouvant sur la surface claire de l'Étoile de mer attirent immédiatement l'œil de l'observateur ; il est possible qu'il s'en trouve tout autant sur les algues et les roches voisines. D'autre part il est curieux qu'un animal aussi velu et de la taille d'*Aëpophilus* puisse cheminer à la surface d'une Astérie sans être aussitôt saisi par les pédicellaires, qui sont si développés chez *Asterias glacialis* et qui happent tous les corps étrangers, vivants ou inertes, qui viennent au contact des téguments (1).

Si les pédicellaires restent inertes vis-à-vis des *Aëpophilus*, ce serait l'indice de relations de commensalisme, tout à fait

(1) Cuénot, Contribution à l'étude anatomique des Astérides (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, 2e série, V *bis*, 1887, voy. p. 26).

comparables à celles qui existent entre la Caprelle *Podalirius typicus* et *Asterias rubens* (1).

La question ne peut être résolue que par des observations nouvelles.

Il paraît bien qu'il y a des années où les *Aëpophilus* sont particulièrement abondants et d'autres où ils font totalement défaut. En 1884, Fauvel, rédacteur de la *Revue française d'Entomologie* à Caen, dit, à la suite d'une note de Puton, avoir cherché vainement l'*Aëpophilus* à Jersey, en juin, juillet et septembre; il pense que, pour les Insectes sous-marins, il faut tenir compte non seulement des époques d'éclosion, mais surtout de ce fait que les localités qu'ils habitent sont souvent modifiées et détruites par les tempêtes et les courants. Cette idée de Fauvel est reprise en 1905 par Giard, dans une note sur la présence d'*Aëpophilus Bonnairei* dans le Pas de Calais.

J'ai cru utile de reproduire en grande partie la note de Giard, très intéressante en elle-même, et qui a été publiée dans un recueil qu'il est difficile de se procurer.

« L'*Aëpophilus Bonnairei* est pour moi une vieille connaissance, je dirai même une connaissance avant la lettre. En 1878, pendant un séjour prolongé au Pouliguen, je pus recueillir très abondamment cet Hémiptère, alors inédit, à la pointe de Pen-Château, dans la zone moyenne des marées, courant à basse mer sur les pierres et les coquilles couvertes de tubes d'Hermelles (*Sabellaria alveolata* Sav.) dans lesquelles il aime à se réfugier. Très occupé par d'autres recherches, je donnai peu d'attention à cet Insecte ; je m'étonnai toutefois de trouver en pareilles conditions un Hémiptère de forme terrestre, rappelant même comme allure générale la trop connue Punaise des lits ; je le signalai aux élèves qui m'accompagnaient et au cordonnier naturaliste Jean Prié, sous le nom provisoire de *Dipsocoris marinus*, nom sous lequel Prié l'a distribué et vendu longtemps à ses correspondants. Loin de toute bibliothèque, je ne m'étais pas rappelé que le nom de *Dipsocoris* avait été donné autrefois par Haliday à un Hémiptère tout différent; je n'en publiai d'ailleurs aucune description, et le

(1) Cuénot, Contribution à la faune du bassin d'Arcachon. V. Échinodermes (*Bull. de la Stat. biol. d'Arcachon*, 14e année, 1911-12, p. 31).

nom serait demeuré manuscrit s'il n'avait été publié peu après par deux de mes élèves (G. de Guerne et Th. Barrois : La Faune littorale de Concarneau, *Rev. Scientifique*, t. XXVII, sér. 3, première année, janvier 1881, p. 25), quand, deux ans plus tard, je retrouvai la Punaise marine sur la plage de Concarneau.

« Dans l'intervalle (*Bulletin Soc. Ent. de France*, 1879, p. LXXIII), Signoret avait décrit l'Insecte sous le nom d'*Aëpophilus Bonnairei*, d'une façon défectueuse d'ailleurs, puisqu'il intervertissait les deux sexes.

« Si j'ai rappelé ces faits, ce n'est pas, bien entendu, pour revendiquer une priorité à laquelle je n'ai aucun droit et dont je me soucie très peu, mais pour bien indiquer que l'*Aëpophilus* m'étant parfaitement connu, sa présence pouvait difficilement m'échapper dans une localité où je résidais plusieurs mois dans l'année.

« Or, depuis 1872, j'ai pendant vingt ans étudié consciencieusement les animaux des rivages du Pas de Calais et spécialement la zone des Hermelles, si richement représentée à Wimereux, sans apercevoir la moindre trace d'*Aëpophilus*. C'est seulement en 1894 que, recherchant, pour en envoyer à divers zoologistes, le curieux Collembole *Actaletes Neptuni* Gd, dont on contestait la valeur générique, j'ai trouvé assez communément, en août-septembre, l'*Aëpophilus*, dans des conditions un peu différentes de celles où l'Insecte vit sur les côtes de Bretagne.

« Au lieu de se trouver isolément ou par petits groupes de tubes rampant sur les pierres, les coquilles de Pecten, etc., les Hermelles forment à Wimereux, et surtout derrière le vieux fort de la tour de Croy, des amas considérables de tubes verticaux dressés et soudés parallèlement en gâteaux rappelant à la surface les alvéoles d'une ruches d'Abeilles (d'où le nom d'*alveolata* donné par Savigny à cet Annélide). Ces gâteaux s'accumulent comme les Polypiers, constituant peu à peu de véritables rochers artificiels ayant parfois plusieurs décimètres de hauteur et laissent entre eux des cavités irrégulières, où s'abritent des Homards, des Poulpes, etc., toute une faune très riche et très variée. C'est seulement aux grandes marées de

syzygies que découvre cette zone, et par conséquent les *Aëpophilus*, comme d'ailleurs les *Actaletes*, doivent rester complètement submergés pendant des périodes de près de de quinze jours. Il est vraisemblable que l'air emprisonné dans les anfractuosités des tubes d'Hermelles ou dans ces tubes eux-mêmes lorsque la mer remonte, suffit à assurer à ces animaux l'oxygène nécessaire à leur respiration. On sait d'ailleurs que cet air est retenu en une couche visible autour de l'animal par des poils dont sont recouverts les téguments.

« Depuis 1894, j'ai recueilli plusieurs fois l'*Aëpophilus* à Wimereux sans en faire l'objet d'une recherche spéciale. Il me paraît toutefois que l'Insecte est devenu plus rare.

« Le fait qu'*Aëpophilus* a été communément observé de divers côtés en 1878-80, puis en 1894-96, semble prouver qu'il appartient à cette catégorie d'animaux qui, sous l'influence des courants sans doute, apparaissent avec une certaine périodicité dans les localités où on ne les retrouve plus ensuite pendant un certain nombre d'années.

« Sans avoir eu la preuve expérimentale du fait, je crois que l'*Aëpophilus* vit surtout aux dépens des Annélides tubicoles du genre *Sabellaria*. »

Il n'est pas douteux qu'*Aëpophilus* est réellement abondant certaines années, dans une région donnée de son aire de distribution, par exemple en 1878-80 (Ile de Ré, Pouliguen, Concarneau), puis en 1885-89 (Jersey, Sercq, différentes stations de la côte de Cornwall), puis en 1894-96 (Wimereux), puis en 1911 (Tatihou, Roscoff), et qu'après cet période d'abondance, il paraît disparaître totalement. On ne l'avait pas vu à Roscoff, où cependant de nombreux zoologistes exercés font des recherches chaque année, non plus qu'à Tatihou, dont la faune est depuis longtemps étudiée avec soin par M. Malard et d'autres biologistes.

Mais, au point de vue de l'explication du fait, je me permettrai de ne pas accepter la manière de voir de Giard au sujet de l'influence des courants ; une multiplication exceptionnelle d'*Aëpophilus*, certaines années, doit être la résultante d'un ensemble très complexe de circonstances favorables, qu'il paraît bien difficile de préciser ; l'espèce, après cette floraison,

doit persister dans les stations, mais représentée par un si petit nombre d'indivus que, pratiquement, elle est introuvable. C'est un phénomène tout à fait parallèle à celui qu'offrent tant d'animaux marins, tels les Poulpes, qui abondent certaines années et deviennent rares ensuite.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Aëpophilus Bonnairei a été trouvé :

En Angleterre.

Côte de Cornwall, localité précise non indiquée (1888), Keys. — A mer basse, en chassant *Aëpus Robini*, sous des rochers et sur une Astérie.

A Polperro (côte sud de Cornwall) (1889), Frédéric Schmidt, (cité par Keys).

A Mousehole (extrémité S.-O. de la côte de Cornwall) (1887), Marquand. — Sur les rivages rocheux et sur *Asterias glacialis*. Marquand ajoute à ce propos que les *Aëpophilus* de l'île de Ré et de Jersey furent trouvés sous des pierres profondément enfoncées dans la vase, alors qu'il récolta cet Hémiptère errant sur des rivages rocheux, mais toujours à la limite de la mer basse. Ce fait montre que l'Insecte n'est pas réduit à un seul habitat. Les lieux très différents dans lesquels Jolly et moi l'avons trouvé confirment cette assertion.

Dans les îles Anglo-Normandes.

A l'île de Sercq (1885), Kœhler. — Dans les grottes du Gouliot.

A l'île de Jersey (1885), Kœhler. — A la baie de Saint-Clément, sous les pierres et à mer basse.

En France.

A Wimereux (Pas de Calais), (1894), Giard. — Dans des tubes d'Hermelles.

A l'île Tatihou, près Saint-Vaast-la-Hougue (Manche) (1911), où je l'ai trouvé au niveau des basses mers sous des rochers de granit.

A Roscoff (Finistère) (1911), R. Jolly. — A l'île de Sieck, au niveau des basses mers, sur *Asterias glacialis*, et à l'île Duon, à mer basse sur les rochers et les algues.

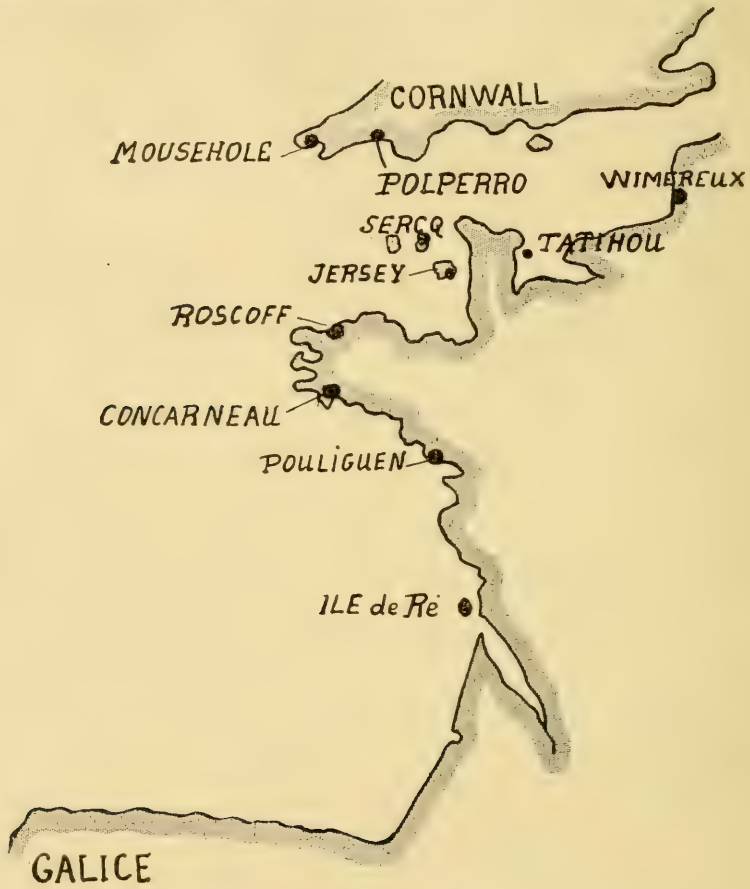


Fig. 4.

A Concarneau (Finistère) (1880), Giard.

Au Pouliguen (Loire-Inférieure) (1878), Giard. — A mer basse, sur pierres et coquilles.

A l'île de Ré (1878), baron Bonnaire. — A marée basse, sous des pierres fortement envasées, en compagnie d'*Aëpus Robini*.

En Espagne.

Province de Galice (1887), Professeur Bolivar. — Indication transmise par E. Bergroth.

Voilà quelles sont, à ma connaissance, les localités où, jusqu'à ce jour, *Aëpophilus Bonnairei* a été signalé. Il n'est cependant pas douteux qu'il doit se rencontrer en d'autres points de notre littoral ; sa recherche, souvent difficile, explique suffisamment pourquoi il a été si rarement signalé ; je m'estimerai heureux si les quelques notions que je donne ici sur les différents habitats d'*Aëpophilus* permettent aux zoologistes de le trouver plus aisément et de compléter ainsi la géonémie de cette curieuse espèce.

Nancy, février 1913.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1899. Bergroth. — Aëpophilus, a separate family (*Entomologists Monthly Magazine*, t. XXXV, p. 282).

1905. Giard (A.). — Aëpophilus Bonnairei S., dans le Pas de Calais (*Revue d'entomologie*, Caen, 1905, p. 203).

1888. Keys. — Aëpophilus Bonnairei Signoret. Habits (*Entomologists Monthly Magazine*, t. XXIV, p. 174).

1890. Keys. — Aëpophilus Bonnairei Signoret. Habits (*Entomologists Monthly Magazine*, t. XXVI, p. 247).

1895. Keys. — Aëpophilus Bonnairei Signoret. Habits (*Entomologists Monthly Magazine*, t. XXXI, p. 136).

1885. Kœhler. — Faune littorale des îles Anglo-Normandes (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, t. XX, 1885, p. 27, de l'art. 4, Pl. I, fig. 2-9).

1887. Marquand. — Aëpophilus Bonnairei Signoret. Note (*Entomologists Monthly Magazine*, t. XXIII, p, 169).

1878. Puton. — Synopsis des Hémiptères Hétéroptères de France (Paris, Deyrolle, 2e partie, p. 144).

1884. Puton. — Note sur l'Aëpophilus (*Revue d'entomologie*, t. III, p. 313).

1879. Signoret. — Note (*Bulletin de la Société entomologique de France*, 1879, p. lxxiii).

1880. Signoret. — Aepophilus Bonnairii Signoret, genus and species, recharacterized and figured by him (*Tijdschrift voor entomologie*, t. XXIII, p. 1-3, Pl. 1, fig. 1-9. (Je n'ai pas pu me procurer ce travail; l'indication m'en a été donnée par le *Zoological Record*, vol. XVII, 1880, Ins., p. 231.)

1881. Waterhouse. — Aepophilus Bonnairii Signoret, recorded as new to Britain (*Proceedings of the entomological Society of London*, 1881, p. xxx, et *Entomologists Monthly Magazine*, t. XVIII, p. 145). (Il m'a été également impossible de me procurer ces travaux; j'en ai trouvé l'indication dans le *Zoological Record*, vol. VIII, 1881, Ins., p. 294.)

LA CÉCIDOMYIE DU BUIS

(*MONARTHROPALPUS BUXI*, Lab.)

MORPHOLOGIE, BIOLOGIE, DÉGATS, TRAITEMENT

Par J. CHAINE

MAITRE DE CONFÉRENCES DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

I

La Cécidomyie du Buis (*Monarthropalpus buxi*, Lab.), encore désignée sous le nom de Mouche du Buis, est, à l'état adulte, un frêle petit animal, très agile, fort joli, très gracieux, orné de vives et belles couleurs. Sa larve parasite le Buis, principalement le Buis commun (*Buxus sempervirens*, *L.*), vivant à l'intérieur du parenchyme foliaire qu'elle creuse. Cet être se rencontre parfois en quantité si considérable que, sur certains arbustes, toutes les feuilles de l'année précédente sont minées.

La Cécidomyie du Buis appartient au groupe des Diplosinés, famille des Cécidomyidés, sous-famille des Cécidomyinés. Elle a été placée par Laboulbène dans la division des *Diplosis* du grand genre *Cecidomya*, d'où le nom de *Cecidomya* (*Diplosis*) *buxi*, ou plus simplement *Cecidomya buxi*, ou même encore *Diplosis buxi*, sous laquelle il la désigne dans ses travaux, ainsi d'ailleurs que bien des auteurs qui, après lui, ont eu à parler de ce Diptère.

Actuellement le sous-genre *Diplosis*, créé en 1850 par Lœw, est scindé en plusieurs sections que l'on a élevées au rang de genres ; l'une de celles-ci est celle des *Monarthropalpus*, spécialement établie par Rubsaamen pour l'espèce que j'étudie dans ce travail. Le genre *Monarthropalpus* diffère de tous les groupes voisins de Diplosinés par ses palpes qui ne comprennent

qu'un seul article (d'où le nom du genre) et par son oviducte aciculaire. Je désignerai, dans ce mémoire, la Cécidomyie du Buis sous le nom de *Monarthropalpus buxi*, Lab.

Le premier, Laboulbène a étudié les détails d'organisation et les mœurs du *Monarthropalpus buxi* ; son travail a paru, en 1873, dans les Annales de la Société entomologique de France sous le titre « Métamorphose de la Cécidomyie du Buis » (1). Il y donne une histoire assez complète de cet être, remarquable surtout par la précision avec laquelle ont été observés certains des points qu'il signale.

Mais si Laboulbène a été le premier à donner une étude anatomique et biologique de la Cécidomyie du Buis, il n'a pas été le premier à en parler ; d'ailleurs, lui-même a écrit : « J'ai acquis la conviction que ce Diptère a été connu par un auteur qui nous est cher à tous, par Geoffroy et qu'il est même figuré dans son *Histoire abrégée des Insectes*. » C'est, en effet, dans le deuxième tome de son travail que Geoffroy désigne ce petit animal sous le nom de *Scathopse du Bouis* et qu'il le représente dans la planche 18, figure 5 (2). Malgré le travail de Geoffroy, la Cécidomyie du Buis fut déclarée animal nouveau par Winnertz, Lœw, et Schiner.

Depuis l'apparition du travail de Laboulbène, il n'a pas été fait de nouvelle monographie du *Monarthropalpus buxi* ; c'est à peine si, de-ci de-là, cet être a été signalé dans des ouvrages de grande envergure comme la « Monographie des Cécidomyides d'Europe et d'Algérie » de l'abbé Kieffer (3), ou s'il a été l'objet de notes spéciales faisant connaître quelques détails restés jusque-là dans l'ombre (Decaux) (4), etc.

Pour aussi intéressant que soit le travail de Laboulbène, cet auteur est loin d'avoir tout vu ; quelques erreurs se sont aussi glissées dans sa description. Cela n'a rien d'étonnant, car cet

(1) Laboulbène, Métamorphose de la Cécidomyie du Buis, *Ann. de la Soc. entom. de France*, Sér. 5, t. III, p. 313-326.

(2) Geoffroy (E.-L.), Histoire abrégée des Insectes, Paris, 1764.

(3) Kieffer (J.-J.), Monographie des Cécidomyies d'Europe et d'Algérie, *Ann. de la Soc. entom. de France*, vol. LXIX, 1900, p. 181-472.

(4) Decaux (F.), *Buxus sempervirens* attaqué par *Cecidomya buxi* (*Bull. Soc. entom. de France*, 1890, p. 68).

éminent entomologiste n'a eu à sa disposition qu'un nombre assez restreint de sujets (il le dit lui-même), aussi bien larves qu'adultes ; les sujets étudiés par Laboulbène provenaient de Buis du Jardin des Plantes de Paris ou d'arbustes de Bar-sur-Seine. Mes observations, au contraire, ont porté sur des milliers d'individus ; j'ai eu, en effet, à ma disposition les Buis des jardins municipaux de la Ville de Bordeaux, qui sont malheureusement envahis par cet Insecte, et, de plus, pendant trois années consécutives, avec beaucoup de soin, j'ai élevé cet animal dans mon laboratoire, de sorte que je l'avais constamment sous mes yeux. C'est ainsi que j'ai pu observer bien des faits nouveaux, tant au point de vue anatomique que biologique et corriger certaines assertions erronées ; aussi, aujourd'hui, je crois être à même d'écrire une histoire à peu près complète de la Cécidomyie du Buis tant au point de vue de sa morphologie que de ses mœurs et des dégâts qu'elle commet. J'y ajouterai une étude anatomique des parties atteintes du végétal et des moyens de préservation de celui-ci contre l'attaque de cette petite Mouche.

II

ŒUF

L'œuf de la Cécidomyie du Buis est de forme ellipsoïde, ses deux extrémités étant régulièrement arrondies et semblables. Il mesure $0^{mm},24$ sur $0^{mm},11$, c'est-à-dire que sa longueur est à peu près égale à deux fois la largeur. En cela, mes observations concordent entièrement avec celles de l'abbé Kieffer ; Laboulbène n'avait indiqué que $0^{mm},1$ de longueur. L'œuf est d'une couleur blanc orangé et extérieurement il est uniformément lisse.

En ce qui concerne le nombre des œufs que renferme ordinairement l'abdomen des femelles, mes résultats sont encore identiques à ceux fournis par l'abbé Kieffer. J'ai compté les œufs d'un très grand nombre de sujets et j'ai toujours trouvé un nombre oscillant autour de 75.

Les œufs pondus se rencontrent dans le parenchyme foliaire.

III

MORPHOLOGIE DE LA LARVE

La larve de la Cécidomyie du Buis est de forme allongée et légèrement comprimée dans le sens dorso-ventral. Mais cet aplatissement est suffisamment faible pour que, dans son ensemble, le corps n'en présente pas moins un aspect cylindrique, ou pour mieux dire tronconique, par le fait que l'extrémité antérieure possède un diamètre supérieur à celui de l'extrémité postérieure. Elle est comme annelée par suite de la présence de sillons assez profonds séparant les segments les uns des autres. Elle est apode. La larve adulte a une longueur variant de 2 à 3 millimètres.

Pendant toute leur existence, les larves vivent à l'intérieur de cavités ou mines creusées à l'intérieur du parenchyme foliaire.

La couleur des larves varie avec l'âge. Laboulbène n'indique pas de différence dans la coloration, il dit seulement que ces êtres sont d'un « beau jaune orangé »; cela est certainement dû à ce qu'il n'a pas pu suivre entièrement le cycle vital à cause du petit nombre de sujets dont il disposait.

Les très jeunes larves sont presque incolores ou blanchâtres, elles deviennent ensuite verdâtres, puis d'un vert jaunâtre, et passent plus tard à la couleur orangé plus ou moins foncé, mais généralement assez clair. Assez souvent, j'ai constaté que les larves d'une même mine foliaire ne présentaient pas toutes la même couleur; il y en avait non seulement de plus pâles les unes que les autres, mais il s'en trouvait d'un vert jaunâtre et d'autres de nettement orangées. Comme l'a très bien fait remarquer l'abbé Kieffer pour d'autres espèces de Cécidomyies, ces différences de tons, ici aussi, comme j'ai pu l'observer, ne sont pas dues à une différence sexuelle ; je pense qu'elles indiquent plutôt une différence d'âge.

La coloration de la larve a son siège dans le tissu adipeux, comme il est très facile de s'en convaincre en écrasant un individu sous le microscope : le tissu adipeux répandu autour

du sujet écrasé est coloré comme l'était la larve elle-même, tandis qu'au contraire les téguments, vidés de leur contenu, sont incolores, hyalins et parfaitement transparents, ce qui est très utile pour leur étude. C'est même sur cette localisation du pigment et sur la transparence de la peau qu'est basée la méthode de l'abbé Kieffer pour la préparation des larves en vue de l'observation de leurs téguments ; cette méthode donne d'excellents résultats. Voici en quoi elle consiste : « S'agit-il d'une larve vivante ou fraîche, on la pose sur la lame porte-objet ; puis, au moyen d'une épingle, on lui fait une entaille sur le côté, vers le milieu du corps ; par l'ouverture ainsi formée, on extraira toutes les parties qui composent le corps de la larve, de sorte qu'il n'en restera plus que la peau. On arrivera facilement à ce résultat en comprimant doucement la larve avec le côté de l'épingle qu'on fait passer d'une extrémité du corps à l'autre ; en ajoutant de temps à autre une gouttelette d'eau, les parties extraites sont entraînées par le liquide. Si l'on n'a pas encore obtenu la transparence nécessaire, on pourra ajouter une gouttelette de solution de potasse, qui donnera à la peau une transparence complète. Toute cette opération est l'affaire d'une ou de deux minutes, S'il s'agit de larves desséchées ou de larves conservées dans de l'alcool, on les ramollit d'abord dans une goutte d'eau, puis on agit comme précédemment. »

Comme je le disais ci-dessus, le corps de la larve du *Monarthropalpus buxi* est nettement segmenté, et les segments sont séparés les uns des autres par des sillons assez profonds. On compte 14 segments dont le premier représente la tête, le deuxième le cou, les trois suivants le thorax, et les autres l'abdomen ; le dernier porte le nom de *segment anal*. Laboulbène ne compte que 12 segments, la tête non comprise ; ce qui revient exactement à notre description, car, pour lui comme pour beaucoup d'auteurs, la tête et le cou ne forment qu'un seul segment.

La tête est petite, chitineuse, plus rigide que le reste du corps, ce qui est surtout apparent lorsqu'on a vidé la larve par

la méthode de l'abbé Kieffer. Elle est jaune, tandis que le reste des téguments est incolore.

La partie antérieure étant d'un diamètre un peu moindre que la partie postérieure, la tête, dans son ensemble, est d'une forme subtronconique à grande base dirigée vers l'arrière. Toutefois il est à remarquer que le tronc de cône céphalique n'est pas rigoureusement régulier, la région ventrale étant légèrement aplatie, comme l'est d'ailleurs d'une façon générale toute la face ventrale de l'être, et la tête accusant, de chaque côté, dans sa partie antérieure, un brusque rétrécissement au niveau de l'insertion des antennes. En arrière de l'insertion des antennes, les faces latérales de la tête vue de face, soit ventralement, soit dorsalement, sont très légèrement obliques l'une par rapport à l'autre, elles sont même presque parallèles. Lorsqu'on examine le segment céphalique de profil, on constate que ses faces dorsale et ventrale se comportent de façon différente ; tandis qu'en effet cette dernière est régulièrement rectiligne, l'autre s'incurve ventralement dans son quart antérieur (fig. 1). Quant à l'extrémité même de la tête elle est comme coupée obliquement.

Fig. 1. — Extrémité antérieure de la larve vue de profil. — On aperçoit très nettement la tête, une antenne, la spatule.

De chaque côté, la tête porte, au niveau de son quart antérieur, une *antenne*, encore appelée *palpe* par certains auteurs chez d'autres espèces, à deux segments, courte, mais grosse pour sa petite longueur; bien que courtes les deux antennes dépassent cependant sensiblement en avant l'extrémité antérieure de la tête. Le premier article antennaire (l'article basilaire) est plus large et plus court que le second ; celui-ci est nettement cylindrique et obtus à son extrémité libre (fig. 2 ; pl. I, fig. 4 et fig. 5). Les antennes sont jaunes comme le reste de la région céphalique. Enfin il est à ajouter que, comme je l'ai d'ailleurs déjà dit, au niveau de l'insertion de chaque antenne, la tête présente, de profil, une brusque dépression.

Fig. 2. — Extrémité antérieure de la larve vue dorsalement.

Je n'ai jamais pu découvrir l'orifice buccal, quels que fussent mes efforts, pas plus d'ailleurs qu'aucune pièce buccale.

Au point de vue de la forme générale, le thorax ne présente rien de bien spécial à signaler, si ce n'est que le prothorax est plus élargi en arrière qu'en avant. De chaque côté le prothorax porte un stigmate et, sur sa face ventrale, la *spatule sternale*.

La spatule sternale est un organe spécial aux larves de Cécidomyies, fort curieux et des plus intéressants. Elle ne se rencontre que chez les larves arrivées à maturité. Les larves de la Mouche du Buis naissent vers la fin du mois de mai ou, au plus tard, au commencement du mois de juin ; or, en novembre et décembre, je n'ai jamais pu observer le moindre indice de cet organe.

La spatule est constituée par une lame chitineuse, allongée, étroite, rigide, de couleur brun orangé, plus foncée en avant qu'en arrière, même parfois noirâtre dans sa partie la plus antérieure. Elle est intimement appliquée contre la face ventrale du prothorax et a une direction longitudinale; elle n'émerge seulement qu'à son extrémité antérieure qui fait une saillie assez prononcée en dehors des téguments, étant recouverte par la cuticule sur le reste de son étendue. Lorsque la larve est vue par la face ventrale, cette dernière partie se traduit sous la forme d'une traînée longitudinale plus ou moins sombre, qui continue la direction même de l'organe; tandis que la partie antérieure, lorsque l'individu est observé de profil, dépasse très nettement en avant la ligne ventrale générale du corps, sans atteindre cependant le bord antérieur de l'anneau qui le porte. Déjà avant moi, Marchal, pour la larve de *Cec. destructor* (1), Kieffer, d'une façon plus générale, etc., avaient montré que la spatule n'est libre qu'en avant seulement et que sur le reste de son étendue elle est incluse dans les téguments. La spatule ne présente pas d'apophyses internes, ni de muscles s'insérant sur sa surface.

En arrière, dans les quatre cinquièmes de sa longueur environ, la spatule est représentée par une lame quadrangulaire, ses

(1) Marchal (P.), Les Cécidomyies des Céréales et leurs parasites (*Ann. Soc. entom. de France*, t. XLVI, p. 1-105).

bords latéraux étant parallèles l'un à l'autre ; en avant (cinquième antérieur), l'organe s'élargit progressivement et se bifurque en deux branches inermes, c'est-à-dire dépourvues de dents, courtes, trapues et légèrement obtuses à leur extrémité libre. La partie la plus large de la spatule correspond au point d'émergence des branches, en avant l'organe se rétrécit par le fait que le bord externe de celles-ci est fortement convexe et que, par suite, leur pointe se dirige vers la ligne médiane. Dans la spatule de la Cécidomyie du Buis on distingue donc deux parties : la *tige* (en arrière) et la *fourche* (en avant), (pl. II, fig. 1).

L'aspect que je viens de décrire est celui qui se présente chez la larve parvenue à son complet état de développement; chez les individus plus jeunes la spatule est bien différente, d'où une foule de variations dans la forme de cet organe, variations qui ne sont, en somme, que le fait de l'âge (fig. 3). La partie antérieure, évasée et bifurquée, apparaît la première ; mais, comme je l'ai déjà dit, elle ne se constitue que sur des sujets déjà âgés de plusieurs mois (sept à neuf environ). Elle n'apparaît pas brusquement, ne se formant que petit à petit; au commencement elle est hyaline, puis passe ensuite, insensiblement, au brun. La fourche est déjà complètement constituée, et même chitineuse et colorée en brun, que la tige n'est même pas encore apparente ; ce n'est que plus tard que cette dernière prend naissance et encore d'une façon progressive d'avant en arrière. Cela explique que j'ai vu des larves avec une spatule complète et entièrement brune (fourche et tige), d'autres avec une fourche et une demi-tige seulement (la première uniquement bien colorée et la deuxième en partie hyaline), et enfin certaines avec une spatule seulement représentée par une fourche, quelquefois même fort obtuse, dans le genre de celle figurée par Laboulbène. Celui-ci n'a donc pas eu tort dans sa description, il a seulement été incomplet,

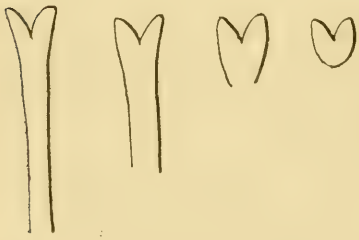


Fig. 3. — Différentes formes de spatules.

n'ayant vu qu'un seul stade du développement. Ces variations dans la forme de la spatule ont déjà été signalées par l'abbé Kieffer, et justement sur des larves de *Monarthropalpus buxi*; cet éminent diptériste dit même qu'il avait tout d'abord cru à une erreur de Laboulbène et que ce n'est qu'en poursuivant ses travaux, l'année suivante, sur des larves jeunes, qu'il a pu se convaincre de l'exactitude des représentations de ce dernier auteur.

J'examinerai plus loin, au chapitre de la physiologie, le rôle de la spatule.

Malgré mon insistance, je n'ai par trouvé de *tâche oculaire* (ocelle) sur le troisième segment (premier anneau du thorax), pas plus d'ailleurs que je n'en ai rencontré sur le deuxième (cou). Il est donc à prévoir que cet organe fait ici défaut; une semblable absence a également été signalée chez des larves d'autres espèces de Cécidomyie.

L'abdomen est nettement tronconique, sa partie antérieure ayant un diamètre supérieur à celui de l'extrémité postérieure; il diminue donc progressivement de largeur d'avant en arrière. Les différents anneaux (neuf) qui le composent sont fort distincts les uns des autres, étant séparés par des sillons profonds; chaque segment est arrondi en dehors, de sorte que sa partie moyenne est saillante, tandis que ses régions antérieure et postérieure sont, au contraire, très « rentrées » au niveau du sillon qui le sépare de l'anneau voisin.

Le dernier segment, sensiblement différent des autres, est le *segment anal*; il est généralement un peu échancré à son extrémité libre formant alors deux cornes terminales; quelquefois il est simple (fig. 4 et pl. I, fig. 7). Sur sa face ventrale se trouve l'*anus*, fente médiane longitudinale, bordée par un bourrelet elliptique.

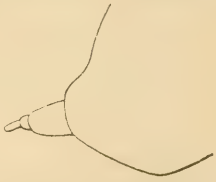


Fig. 4. — Extrémité postérieure de la larve montrant la constitution d'un des appendices terminaux.

Les huits premiers anneaux abdominaux portent, de chaque côté, un *stigmate*; le segment anal en est dépourvu.

Le corps de la larve est loin d'être lisse; il est comme cha-

griné par la présence de petites éminences désignées sous le nom de *verrues* et par des saillies plus rares, plus fortes et aussi plus régulièrement disposées, les *papilles* (pl. I, fig. 6).

Chez la larve de *Monarthropalpus buxi*, on ne rencontre que deux sortes de verrues, qui sont, d'après la classification de l'abbé Kieffer, les *verrues cingentes* et les *verrues spiniformes*.

Les verrues cingentes sont réparties sur toute la surface de la larve. Elles sont généralement subconiques, à extrémité mousse ; elles sont disposées en séries transversales, assez régulières, et sont plus fortes sur la face ventrale que sur le dos.

Les verrues spiniformes ont une distribution moins étendue que les précédentes; elles sont localisées à la partie antérieure de la face ventrale de chaque anneau où elles forment un bourrelet transversal. Elles sont petites et très nombreuses pour un bourrelet. Leur forme rappelle celle d'une lame de scie, c'est-à-dire qu'elles sont plates et pointues ; rarement elles sont obtuses. Leur pointe est dirigée en arrière et elles sont alignées de façon à former des rangées transversales relativement régulières et sensiblement parallèles au bord même de l'anneau.

De chaque côté de la fente anale, les verrues spiniformes constituent, par leur ensemble, un bourrelet dont la forme est celle d'une demi-ellipse. Elles y sont disposées en plusieurs lignes longitudinales, parallèles au bord de la fente qui est légèrement courbe, et leur pointe est normale au bord de l'anus, c'est-à-dire dirigée vers la ligne médiane, au lieu d'être tournée vers l'arrière comme celles des rangées transversales.

Les papilles sont aussi de différents ordres ; pour elles encore nous adopterons la classification de l'abbé Kieffer.

Les *papilles céphaliques*, placées sur les faces dorsale et ventrale de la tête, sont extrêmement petites, très difficiles à découvrir; elles sont simples et inermes.

Le cou porte les *papilles collaires*. Celles-ci sont au nombre de six : deux dorsales, deux ventrales et deux latérales. Elles sont toutes simples et inermes, les latérales semblent être plus petites que les quatre autres.

Chaque segment thoracique porte, sur sa face ventrale, deux papilles, dites *papilles sternales*, qui sont simples et inermes. Leur situation diffère suivant le segment considéré ; sur le

prothorax elles sont placées à la partie antérieure de l'anneau, une de chaque côté et un peu en avant de l'extrémité antérieure de la spatule (fig. 5) ; sur les deux autres segment thoraciques, elles se trouvent immédiatement en arrière du bourrelet à verrues spiniformes.

Fig. 5. — Face ventrale de l'anneau spatulaire montrant la disposition des papilles.

Outre les papilles sternales, chaque anneau thoracique porte encore six *papilles pleurales*. Celles-ci, sur chaque segment, forment deux groupes de trois ; chacun de ces groupes est situé en dehors et un peu en arrière de la papille sternale, sur un mamelon assez proéminent mais très irrégulier. Les trois papilles d'un groupe sont rangées suivant une ligne à peu près transversale et faiblement arquée et les six papilles d'un même anneau, par leur ensemble, dessinent un arc de cercle à convexité postérieure. Toutes ces papilles sont inermes ; les externes seules sont simples, les autres sont doubles (fig. 5).

Les sept premiers anneaux abdominaux portent, en dessous, deux séries de papilles dites *papilles ventrales*. Le huitième segment est dépourvu de ces organes, ce qui est d'ailleurs la règle chez les larves de Cécidomyie. La première série (*papilles ventrales antérieures*) forme une rangée de quatre grandes papilles, située au bord postérieur du bourrelet des verrues spiniformes; la deuxième série, placée en arrière de la précédente, ne comprend que deux papilles (*papilles ventrales postérieures*). Toutes ces papilles sont inermes et simples.

Sur la face ventrale des huit premiers anneaux abdominaux se trouvent encore les *papilles ellipsoïdales*. Celles-ci, très petites, peu apparentes, de forme elliptique, sont au nombre de quatre; elles sont disposées suivant une ligne transversale en avant du bourrelet des verrues spiniformes.

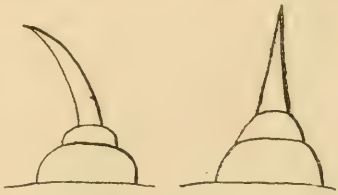


Fig. 6. — Deux formes principales de crochets.

Les anneaux thoraciques et les huit premiers abdominaux sont munis, sur leur face dorsale, de papilles désignées sous le nom de *papilles dorsales*. Celles-ci, au nombre de six par article, sauf sur le huitième segment

abdominal où l'on n'en compte que deux, sont situées entre les stigmates. Toutes sont *terminées par un crochet aigu*, bien que chez la plupart des Diplosides elles soient inermes.

Sur la face dorsale des huit premiers anneaux abdominaux seulement on trouve encore des *papilles ellipsoïdales* semblables à celles de la face ventrale ; elles sont au nombre de deux et placées à la partie antérieure de l'anneau. Je n'ai pas rencontré de papilles ellipsoïdales dorsales sur les anneaux thoraciques.

De chaque côté, en dehors des stigmates, sur les segments thoraciques et les huit premiers abdominaux sont les *papilles latérales*, au nombre de deux. Elles sont situées l'une au-dessus de l'autre et l'inférieure est à peu près ventrale.

Les crochets des papilles ont une direction différente suivant la région ; ceux du prothorax ont leur pointe dirigée en avant ; les suivants sont droits ; les derniers ont leur extrémité tournée vers l'arrière.

Le neuvième segment abdominal, ou segment anal, porte, de chaque côté de la fente anale, trois papilles simples et inermes dites *papilles anales* et, près de son extrémité postérieure, quatre autres (les *papilles terminales*), dont trois sont dorsales.

La larve de la Cécidomyie du Buis a neuf paires de stigmates. La première paire est sur le prothorax, en arrière de la rangée des papilles dorsales ; les sept suivantes sont sur les côtés des sept premiers anneaux abdominaux et toujours en avant de la rangée des papilles dorsales ; quant à la dernière, elle est située sur le huitième segment abdominal, mais plus près de la ligne médiane que toutes les autres.

Fig. 7. — Stigmate vu de face et de profil.

Les stigmates sont peu proéminents, moins hauts que larges, tronconiques, leur base étant plus large que leur sommet, et ils sont traversés par une trachée qui aboutit à leur surface libre (fig. 7).

La larve de la Cécidomyie du Buis se présente sous deux aspects différents : ou bien elle est complètement étendue (pl. I, fig. 2), ou elle est plus ou moins rétractée (pl. I, fig. 1 et 3).

Le premier état, qui semble le plus commun, correspond à la description que j'ai donnée ci-dessus ; le deuxième nécessite une mention particulière.

Pour se rétracter, non seulement la larve tasse ses segments les uns contre les autres, mais encore elle retire la tête dans le deuxième anneau, où elle peut complètement disparaître, et même, le processus étant encore plus accentué, elle fait pénétrer, à la fois, la tête et le deuxième segment à l'intérieur du troisième. La partie antérieure de la larve est alors comme tronquée ; elle est percée, en son centre, d'une sorte d'ombilic qui correspond justement aux parties invaginées ; au centre de l'ombilic on distingue souvent une petite éminence conique ne dépassant pas le rebord de l'invagination et qui n'est autre chose que l'extrémité céphalique. Quant à la portion libre de la spatule, elle dépasse très nettement en avant la limite antérieure du corps sous la forme d'une épine rigide jaune orangé ; cette pointe devient ainsi, dans ce cas, la partie la plus antérieure de l'individu.

IV

MORPHOLOGIE DE LA NYMPHE

La *nymphe* du *Monarthropalpus buxi* a une forme générale qui rappelle jusqu'à un certain point celle de la larve, bien que ces deux états se distinguent l'un de l'autre. Elle est allongée, subtronconique, la partie antérieure étant d'un diamètre supérieur à celui de la partie postérieure (pl. II, fig. 2) ; l'être diminue progressivement de largeur d'avant en arrière. On y distingue deux parties : l'une postérieure, l'*abdomen*, nettement segmentée en huit anneaux très apparents ; l'autre antérieure, plus large, la *région céphalo-thoracique* ; les trois segments du thorax sont peu distincts les uns des autres. En arrière, le corps se termine d'une façon plus ou moins obtuse ; en avant, il est comme tronqué. A ce niveau, en effet, il n'existe pas, comme chez la larve, un amincissement correspondant à un prolongement céphalique ; c'est là une différence d'aspect fort sensible entre la larve et la nymphe.

Entre autres ornements, la partie antérieure de la nymphe porte deux petits prolongements, les *cornes céphaliques*, sur lesquels j'aurai à revenir plus loin et qui font complètement défaut chez la larve. Toujours en avant, mais latéro-ventralement, se trouve, de chaque côté, un œil se traduisant sous l'aspect d'une tache plus ou moins foncée suivant l'âge. Enfin, sur la face ventrale se reconnaissent les différents appendices de l'imago (antennes, palpes, ailes, pattes, etc.), et cela d'autant mieux que le sujet est plus près de la fin de la nymphose (fig. 8); chacun de ces appendices est renfermé dans une gaine spéciale, et ces gaines s'étendent plus ou moins loin vers l'extrémité postérieure, suivant leur état de développement, c'est-à-dire suivant l'âge même de la nymphe. La présence des gaines est le caractère différentiel le plus frappant qui existe entre la larve et la nymphe.

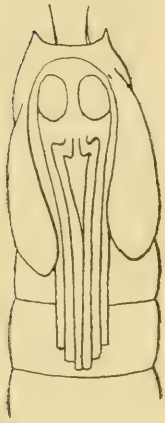


Fig. 8. — Face ventrale de la nymphe.

La nymphe de la Cécidomyie du Buis est d'une couleur fondamentale rouge orangé. D'une façon générale, une nymphe âgée est beaucoup plus rougeâtre qu'une nymphe jeune, et la coloration de cette dernière est toujours plus accentuée que celle de la larve. La couleur se fonce donc progressivement avec l'âge. Au début de la nymphose, l'être est uniformément coloré, mais, à mesure que la fin de cet état approche, certaines parties s'assombrissent. C'est ainsi que les gaines des appendices acquièrent une couleur noirâtre et que les yeux prennent une teinte brune, puis noire; à un stade moins avancé, ces derniers organes sont simplement rougeâtres, un peu plus foncés seulement que le corps, bien que cependant reconnaissables de fort bonne heure.

L'aspect général de la nymphe du *Monarthropalpus buxi* varie donc beaucoup suivant l'époque à laquelle on la considère, non seulement à cause du plus ou moins grand développement des appendices, mais aussi par suite de la couleur et de l'état dans lequel se trouvent les autres parties du corps (tête, thorax, etc.). Un sujet pris au commencement de la nymphose ne se distingue

que peu d'une larve; à la fin de cette période, au contraire, il en est très différent; entre ces deux états extrêmes, se trouve toute une série de formes intermédiaires.

A la fin de la nymphose, l'aspect de la Cécidomyie du Buis est le suivant : les anneaux abdominaux sont d'un rouge orangé, ainsi que la région céphalo-thoracique, surtout en dessus. Sur les côtés de la partie antérieure, un peu ventralement, on distingue deux taches volumineuses, arrondies, noirâtres, les *yeux*, et sur la partie ventrale un ensemble de prolongements, également noirâtres, intimement appliqués contre le corps, et qui ne sont autre chose que les gaines des appendices. Si l'on examine ces gaines par transparence, après les avoir détachées du corps, on voit que les appendices sont jaunâtres ou rougeâtres s'il s'agit des pattes, incolores s'il s'agit des ailes, comme il est encore facile de s'en rendre compte en ouvrant une gaine; mais ces différents organes sont couverts de soies plus ou moins longues, et c'est l'ensemble de celles-ci qui donne à la gaine sa couleur noirâtre; ce qui le montre bien encore, c'est que ces parties conservent leur couleur rouge orangé tant que les soies ne sont pas formées. Chez les nymphes jeunes les pattes sont dépourvues de griffes, elles se terminent obtusément; ces organes apparaissent avant la pigmentation noire des gaines.

La nymphe de la Cécidomyie du Buis ne se constitue pas de *cocon*; la nymphose s'effectue à l'intérieur de la cavité foliaire close où a vécu la larve. C'est donc dans les mêmes mines que l'on trouve larves et nymphes, et, bien souvent, il m'est arrivé de trouver des unes et des autres, à différents stades de développement, dans une même cécidie. La nymphose de la Mouche du Buis s'opère donc d'après le *premier mode* de l'abbé Kieffer, par conséquent, suivant l'heureuse expression de cet auteur, « à l'intérieur de la peau dure de la larve, c'est-à-dire dans un puparium improprement dit ». L'enveloppe nymphale est peu rigide, incolore, transparente, ce que l'on peut fort bien constater en examinant les dépouilles que ces êtres laissent à leur naissance, sur les feuilles, au point de sortie.

Sauf les gaines des pinces copulatrices du mâle, toutes celles des autres appendices, sans exception, qu'il s'agisse d'appendices dorsaux, comme les antennes et les ailes, ou d'appendices ventraux, comme les pièces buccales et les pattes, sont repliées contre la face ventrale du corps, intimement appliquées contre celui-ci et fortement serrées les unes contre les autres. Par suite de cette disposition, dans son ensemble, la nymphe présente une vague ressemblance avec certaines momies égyptiennes.

Lorsqu'un appendice est plurisegmenté, la gaine qui le renferme peut présenter des étranglements correspondant aux articulations de l'organe. En général, les gaines sont larges, spacieuses, plus larges et plus spacieuses même qu'il ne le faut pour les appendices qu'elles contiennent; ceux-ci sont donc parfaitement libres à l'intérieur de leur enveloppe.

Chaque aile est renfermée dans une gaine spatuliforme, qui se détache latéralement du tiers postérieur environ de la région céphalo-thoracique; cette gaine se replie ensuite vers la face ventrale de la nymphe, sur un des côtés de laquelle elle s'applique, en augmentant progressivement de largeur de son origine vers son extrémité libre. Les deux gaines alaires ne sont pas contiguës, étant séparées par celles des pattes. Par rapport à la nymphe, elles ont une disposition analogue à celle que présentent les bras d'un homme par rapport à son corps, lorsque celui-ci, laissant ses membres ballants, les porte sur la partie ventrale de son bassin.

Fig. 9. — Une patte contenue dans sa gaine, à un âge déjà assez avancé.

Les gaines des pattes (fig. 9) prennent naissance sur la ligne médiane de la face ventrale, les unes derrière les autres pour un même côté; les origines de droite sont contiguës à celles de gauche. Ces gaines sont fort longues, mais de longueurs inégales; celles des pattes antérieures sont les plus courtes et sont placées en dedans; celles des pattes postérieures sont les plus longues et sont en dehors; celles des pattes moyennes sont intermédiaires, comme dimension et comme situation.

Les gaines des pattes ne sont pas rectilignes, elles dessinent deux courbes : de leur origine, en effet, elles se dirigent vers l'extrémité postérieure du corps ; après un court trajet, elles remontent vers leur point d'émergence qu'elles dépassent un peu ; puis elles se recourbent une deuxième fois vers l'extrémité postérieure. C'est cette troisième partie de la gaine qui, de beaucoup, est la plus longue ; les six gaines des pattes sont parallèles à la ligne médiane du corps dans cette dernière partie de leur trajet.

Les gaines des antennes naissent entre les deux yeux et contournent ces organes en suivant leur bord antérieur, puis leur bord externe ; en arrière de l'œil elles se rapprochent de plus en plus de la ligne médiane du thorax, qu'elles n'atteignent cependant jamais. Les gaines antennaires sont situées contre le bord interne des gaines alaires, par conséquent entre ces gaines et celles des pattes.

Chaque palpe est renfermé dans une gaine simple, ce qui résulte de ce que cet organe ne possède qu'un seul article (fig. 10). La gaine naît un peu en arrière du niveau des yeux, mais près de la ligne médiane, donc entre ces organes ; elle est arquée, se recourbant en avant de sorte que son bord interne, près de l'extrémité, se rapproche du bord interne de l'œil. Les autres pièces buccales sont renfermées dans une gaine particulière.

Fig. 10. — Un palpe labial dans sa gaine.

A l'extrémité postérieure de la nymphe, chaque branche de la pince copulatrice du mâle est renfermée dans une petite gaine spéciale qui fait évidemment défaut chez la femelle. Chacune de ces petites gaines se présente sous la forme d'une courte saillie, située en arrière d'un autre mamelon plus fort, triangulaire, et qui existe aussi bien chez la femelle que chez le mâle.

La présence des fourreaux de la pince copulatrice et une plus grande longueur des gaines antennaires permettent de reconnaître, dès la nymphose, le mâle de la femelle. Laboulbène avait déjà remarqué que cette distinction était possible.

La nymphe possède un certain nombre d'organes tégumentaires spéciaux que je vais étudier ci-dessous.

Sur la partie antérieure de la tête, près de la base de chaque fourreau antennaire, mais en arrière de ceux-ci, se trouve un prolongement rigide, chitineux, terminé par une seule pointe, que Laboulbène, en 1846, a appelé *corne céphalique*. La corne céphalique est conique, sa base est élargie et son sommet aigu (fig. 11). Le côté externe est régulièrement convexe, tandis que le côté interne possède un renflement vers sa région moyenne ; de cette disposition il résulte que la pointe de la corne est tournée en dedans. Cette saillie, qui donne à la nymphe un aspect assez bizarre, est d'un jaune brun, d'autant plus foncé que l'on considère un point situé plus près du sommet; celui-ci est même noirâtre et cette couleur foncée se poursuit un peu sur les côtés de l'organe. J'étudierai plus loin, au chapitre de la physiologie, le rôle de ces cornes céphaliques.

Fig. 11. — Une corne céphalique de la nymphe vue de profil.

A la base de chaque corne, mais en dedans et un peu en arrière, est un petit mamelon surmonté d'une mince soie obtuse courte, trapue, rigide, incolore.

Sur le vertex, en arrière de chaque corne céphalique, se trouvent deux papilles, les *papilles cervicales*, très rapprochées l'une de l'autre et de dimensions bien différentes, l'externe étant de beaucoup la plus volumineuse ; cette dernière est en outre placée sur un petit mamelon. Tandis que la papille interne est inerme, la papille externe porte une très longue soie, d'une seule pièce, très aiguë à son extrémité et d'une couleur jaune orangé assez foncé. C'est la *soie cervicale* de Laboulbène, nom que lui a conservé Kieffer. Les deux soies cervicales sembleraient deux antennes pour un observateur non prévenu, tant par leur situation que par leurs dimensions. Cette description, bien différente de celle de Laboulbène, répond fort bien au cas général décrit par l'abbé Kieffer.

Autour de chaque œil, se trouvent les *papilles faciales*. J'en ai compté cinq ; toutes sont extrêmement petites et par suite fort difficiles à voir. Sur le bord interne de l'œil, j'ai constaté

la présence d'une minime papille munie d'une très courte soie, c'est la *papille faciale supérieure* de Kieffer ; en arrière de l'œil, entre cet organe et la gaine du palpe correspondant, j'en ai vu trois disposées en triangle et portant chacune une très petite soie, ce sont les *papilles faciales inférieures* ; enfin, j'ai trouvé une papille isolée sur le bord externe de l'œil, la *papille faciale externe*.

Sur la face dorsale des anneaux thoraciques se trouvent des papilles, dites *papilles thoraciques* ; elles sont fort petites, difficiles à voir et disposées par rangées transversales. Le nombre de ces papilles varie d'un anneau à l'autre ; j'en ai compté dix pour le premier anneau, huit pour le deuxième et six pour le troisième ; soit, de chaque côté de la ligne médiane, et respectivement pour chaque anneau, cinq, quatre et trois. De ces papilles, les unes sont inermes, et les autres munies d'une soie ; sont inermes, de chaque côté, pour le premier segment thoracique, la deuxième et la cinquième, pour les deuxième et troisième segments les deuxièmes papilles seulement.

Outre les papilles précédentes, chaque anneau thoracique en porte deux autres sur les côtés, également fort petites ; ce sont les *papilles latérales*.

Sur la face dorsale de chaque segment abdominal est une rangée transversale de huit petites papilles très difficiles à découvrir ; chacune d'elles est munie d'une minime soie. Ces papilles sont exactement situées entre les stigmates qu'elles ne dépassent pas sur les côtés ; elles sont donc parfaitement dorsales, d'où leur nom de *papilles abdominales dorsales*. Enfin, sur les côtés de chaque anneau se trouvent encore deux autres petites papilles, les *papilles abdominales latérales*.

La région thoracique est lisse, glabre, ne présentant que les papilles décrites ci-dessus et un indice des sutures des anneaux ; l'abdomen, au contraire, est muni de très nombreuses petites verrues, les *verrues abdominales*.

Les verrues abdominales sont aiguës et leur pointe est dirigée vers l'arrière. Elles recouvrent entièrement les faces ventrale et latérale ; sur le dos leur distribution est tout autre. Là, elles n'occupent que la partie antérieure de l'anneau, ne s'étendant

que sur les deux tiers environ de sa largeur ; entre la région couverte de verrues et la partie nue est placée la rangée transversale des papilles abdominales dorsales. Sur les côtés, l'espace nu est limité par une ligne courbe, concave en dedans.

J'ai compté neuf paires de stigmates, une sur le thorax, les autres sur les anneaux abdominaux ; ces organes sont toujours latéraux ; sur l'abdomen ils sont placés en avant et en dehors de la rangée transversale des papilles abdominales dorsales.

Les stigmates thoraciques sont plus volumineux que les abdominaux ; ils forment une saillie droite, non arquée, brunâtre ; ils sont tronconiques, étant plus étroits à leur extrémité qu'à leur base. Les stigmates abdominaux forment également une saillie brunâtre assez élevée ; cette saillie est terminée par un crochet aigu et brunâtre, un peu recourbé en dedans, et présente une ouverture ovalaire sur sa partie antérieure.

V

MORPHOLOGIE DE L'IMAGO

L'Insecte parfait de la Cécidomyie du Buis est un charmant petit animal, très agile, gracieux, aux formes élancées ; sa longueur varie de 3 à 4 millimètres.

L'abdomen est long et cylindrique ; le thorax, plus ramassé, globuleux, est un peu gibbeux, c'est-à-dire toujours plus élevé que l'abdomen. La tête, plate, est dans un plan à peu près vertical. Les pattes et les antennes sont très longues, surtout ces dernières.

On trouve ces êtres autour des pieds de Buis, principalement du *Buxus sempervirens* L., où ils volent en troupes nombreuses.

Le corps entier, c'est-à-dire la tête (sauf les yeux qui sont noirs), le thorax et l'abdomen, est d'une belle couleur orangée ; mais, d'une façon générale, le mâle est un peu plus rougeâtre que la femelle qui tire plutôt sur le jaune orangé.

La tête est ordinairement un peu plus claire que le reste du corps.

Sur la moitié antérieure du thorax se voient trois taches longitudinales, en forme de virgules, d'un rouge violacé, qui tranchent vivement sur le fond orangé de la région ; ce dernier constitue des bandes longitudinales minces séparant les taches les unes des autres. La partie postérieure du thorax est plus foncée que la partie antérieure (abstraction faite, bien entendu, des trois taches citées ci-dessus).

Très souvent, surtout chez le mâle, l'abdomen présente des cercles plus foncés que le fond général; ces cercles sont situés au niveau de la séparation des segments. Chez le mâle, la partie postérieure de l'abdomen, partie correspondant à l'armure génitale, est légèrement noirâtre; chez la femelle, au contraire, l'abomen est uniformément orangé jusqu'à l'extrémité.

Les antennes de la femelle sont d'une couleur jaune orangé à peu près uniforme sur toute leur longueur; chez le mâle, au contraire, ces appendices, vers leur partie moyenne, sont orangé vif comme le corps lui-même.

Les ailes sont uniformément grises sur toute leur surface; leur base seule est orangé rougeâtre, ce qui constitue une petite tache claire fort apparente. Chez la femelle les ailes sont très transparentes; celles du mâle le sont moins, elles sont également d'un gris un peu plus foncé. Dans les deux sexes, le bord antérieur de l'aile est jaune orangé clair, ce qui est dû à ce que ce bord est suivi par une nervure justement de cette couleur. De plus, chez la femelle, la grande nervure longitudinale est également jaune orangé, surtout au niveau de sa plus grande épaisseur.

Les balanciers sont d'une belle couleur orangé rougeâtre, principalement au niveau de leur partie élargie; leur pédicule est orangé jaunâtre clair. Le point d'insertion de ces appendices est rougeâtre comme celui de l'aile.

Près de leurs insertions au corps, les pattes sont plus rougeâtres que vers leur partie moyenne où elles sont d'un orangé jaunâtre clair comme les antennes de la femelle et le pédicule des balanciers. Les tarses, les articulations et les parties voisines de ces dernières sont généralement plus foncés, plus rougeâtres que le reste de l'appendice, rappelant ainsi la couleur de la partie basilaire.

Les soies des ailes et des pattes sont grises, ou même noirâtres; j'ai précédemment indiqué la conséquence qu'avait ce fait pour la coloration apparente des gaines des appendices de la nymphe.

Dans les deux sexes, au moment de la naissance, les couleurs sont moins vives, moins rougeâtres que chez l'adulte.

Tête. — La tête est plutôt petite pour le volume total de l'animal; elle est aplatie dorso-ventralement et le plan qui la contient est perpendiculaire à l'axe général du corps qui est horizontal. Elle s'insère au thorax vers son tiers supérieur environ. Vue par devant la tête est arrondie; le vertex est convexe.

Sur la tête se trouvent différents organes qui doivent être étudiés avec détail.

Les antennes sont très longues, très gracieuses, mais aussi très fragiles; le plus souvent, chez les animaux conservés dans l'alcool ou à sec, elles sont brisées à une plus ou moins grande distance de leur point d'attache et, par suite, sont alors incomplètes.

Elles s'insèrent sur la partie antérieure, ou pour mieux dire frontale, de la tête, vers le tiers supérieur de celle-ci environ, entre les deux yeux, l'une près de l'autre, à une très petite distance de la ligne médiane de la région, de sorte que les articles basilaires, d'un diamètre plus large que celui du reste de l'antenne, arrivent presque en contact lorsque les deux antennes sont rapprochées.

Lorsque la Mouche du Buis est au repos, tranquille, ou qu'elle marche posément, sans être inquiétée, les antennes sont toujours dirigées en avant et *jamais en arrière au-dessus du corps*, quoi qu'il ait été dit. Elles sont légèrement obliques, droites, leur pointe seule étant courbée vers le sol, mais encore très légèrement.

Une antenne comprend une *partie basilaire*, identique dans les deux sexes, et une partie terminale, ou *funicule*, qui diffère chez le mâle et la femelle. L'antenne est d'une couleur jaune orangé, un peu plus foncé sur le funicule que sur l'article basi-

laire. Chez la femelle, le funicule est d'une tonalité uniforme sur toute sa longueur; chez le mâle, au contraire, vers sa partie moyenne, il est orangé vif, c'est-à-dire plus foncé que sur le reste de son étendue.

La portion basilaire (pl. II, fig. 8) se compose de deux articles, l'un inséré sur la tête, l'autre qui supporte le funicule. Le premier est piriforme, son extrémité de moindre diamètre étant celle en relation avec la tête. L'autre a la forme d'un globe surbaissé aux deux extrémités d'un de ses diamètres ; sa partie moyenne forme, parfois, une saillie assez marquée ; à son extrémité libre, ce deuxième article est creusé d'une cavité largement ouverte, au fond de laquelle s'articule le premier segment du funicule. Par suite de cette disposition le funicule peut se mouvoir dans toutes les directions autour de cette articulation ; c'est grâce à cela que les antennes sont très mobiles, la partie basilaire l'étant, en effet, bien moins que l'ensemble de l'appendice et ayant surtout bien moins d'amplitude dans ses mouvements.

Le funicule, très différent d'aspect chez le mâle et la femelle, comprend toujours, quel que soit le sexe, douze articles ; ce nombre est d'ailleurs propre à tout le groupe des Diplosides. Dans sa description de la Cécidomyie du Buis, Laboulbène, qui, le premier, étudia sérieusement cet Insecte, dit que les antennes de cette espèce comprennent quatorze articles. Cela provient de ce qu'aux douze segments du funicule, il ajoute les deux articles basilaires ; la description de Laboulbène est donc fort exacte en ce qui concerne ce fait.

Dans son ensemble, le funicule semble être constitué par un long filament portant, de loin en loin, à espaces régulièrement égaux, des renflements ou nodosités munis de soies. A un examen plus approfondi, on constate que c'est également là la constitution même des articles; chacun de ceux-ci comprend, en effet, un filament supportant, comme embrochées, et suivant les cas, une ou deux nodosités.

Lorsque l'on compare les antennes du mâle à celles de la femelle, on constate que ces appendices, sur le premier, possèdent exactement deux fois plus de nodosités que chez la seconde ; ce fait se présente également chez les autres Diplosides.

Aussi les premiers auteurs qui ont étudié ces êtres, Lœw, Meigen, Schiner, Wagner, Winnertz, etc., pensant que chaque renflement correspondait à un article spécial, admettaient-ils que les articles du funicule du mâle étaient en nombre double de celui des articles de la femelle. Ce fut Laboulbène qui releva cette erreur en montrant que les articles des femelles étaient monolobulés, tandis que ceux des mâles étaient bilobulés. « En faisant macérer l'antenne d'un Insecte frais, puis en le traitant par une solution de potasse, j'ai vu, dit-il, de la manière la plus évidente que tous les articles de l'antenne mâle, moins les deux premiers (1), étaient formés de longs articles à double renflement. » — L'abbé Kieffer a indiqué un autre moyen pour bien montrer cette disposition ; il suffit, écrit-il, « de rouler entre deux lamelles de verre une antenne macérée dans de l'eau ou de l'alcool ; les articles se sépareront et l'on verra très nettement que chacun d'eux se compose de deux renflements ». Ces moyens chimique ou mécanique ne sont pas toujours nécessaires pour une telle démonstration ; j'ai, en effet, observé, sur certains des nombreux sujets de *Monarthropalpus buxi* que j'ai examinés après une longue macération dans l'alcool, une ligne claire, très réfringente, coupant transversalement le funicule. Cette ligne indique, sinon toujours, du moins très souvent, la séparation de deux articles, autrement dit une articulation. C'est toujours au niveau de ces articulations que, dans les préparations chez les individus conservés en milieu liquide ou à sec, ainsi que sur les sujets vivants, se fragmentent les antennes : ces brisures sont même fort fréquentes, pour l'espèce que j'étudie, comme je le disais précédemment, par le fait que ces articulations ne sont pas très résistantes.

Le premier article du funicule de la Mouche du Buis nécessite une description spéciale par suite d'une disposition particulière qu'il présente également dans les deux sexes. Inférieurement, au lieu de se terminer brusquement, de suite au-dessous d'une nodosité, cet article se prolonge par une partie rétrécie et assez allongée donnant à l'ensemble un aspect plus ou moins piriforme. Cette partie effilée, qui ne se rencontre sur aucun autre article du funicule, peut être considérée comme le pédicule

(1) Il s'agit des deux articles basilaires.

de celui-ci. C'est ce pédicule qui s'insinue dans la cavité que présente distalement le deuxième article basal pour s'articuler avec ce dernier. A son extrémité distale, ce premier segment du funicule ne m'a pas paru être soudé au deuxième, comme cela est à peu près la règle chez les Diplosides ; mais cette articulation m'a cependant semblé posséder des mouvements plus limités que ceux qu'offrent les articulations des autres articles de l'antenne.

Chez la femelle, un article funiculaire se compose d'une tige distale ou supérieure, le *col*, et d'un renflement proximal ou inférieur (fig. 12).

Fig. 12. — Un article de l'antenne de la femelle.

Le col est subcylindrique, légèrement cannelé suivant sa longueur ; il s'évase un peu à son extrémité libre ou supérieure pour constituer l'articulation où vient se placer l'extrémité inférieure du renflement de l'article suivant ; il s'étale aussi, mais bien plus légèrement, vers sa partie inférieure. Il en résulte que, dans son ensemble, le col est faiblement rétréci vers sa portion moyenne. Le col semble traverser longitudinalement le renflement, constituant comme une sorte d'axe autour duquel ce dernier serait embroché ; on voit, en effet, une traînée sombre continuant le col à l'intérieur de la nodosité. Cela s'observe fort bien au microscope, et est aussi très visible sur les microphotographies que l'on peut faire des antennes. Le col est parfaitement glabre.

Vers son tiers inférieur environ, le renflement est nettement rétréci par un étranglement circulaire et chacune des deux parties ainsi séparées, outre la très fine pubescence qui les recouvre, porte un verticille de soies ; le verticille inférieur s'insère au niveau du cercle équatorial de la portion correspondante, tandis que le verticille supérieur se fixe au tiers supérieur de l'autre portion. Les soies des deux verticilles sont également longues et atteignent à peu près la longueur de la nodosité ou la dépassent légèrement ; elles sont obliques par rapport au grand axe de l'article et leur diamètre diminue progressivement de la base vers l'extrémité libre, de sorte qu'elles se terminent en pointe fort aiguë. Toutes les soies d'un même ver-

ticille étant semblables, le verticille est parfaitement régulier.

Chez le mâle, un article funiculaire se compose de deux renflements d'inégales dimensions unis par une tige mince et cylindrique, et d'un col surmontant le renflement supérieur.

La tige qui unit les renflements et le col qui termine le renflement supérieur ont le même aspect et rappellent le col qui surmonte la nodosité de l'article du funicule femelle. Ils présentent des cannelures analogues, s'évasent semblablement à leurs deux extrémités et sont également glabres. Ici encore, cet axe semble traverser les nodosités de part en part. La tige et le col sont de même longueur (fig. 13).

Fig. 13. — Un article de l'antenne du mâle.

Les deux renflements sont bien différents. Le proximal, bien plus petit que le distal, rappelle, par sa forme, les trois quarts d'une sphère, la partie tronquée étant inférieure et s'articulant avec le col de l'anneau précédent. Le renflement distal est étranglé vers son tiers inférieur, de façon à présenter deux portions superposées, il se comporte par suite comme l'unique renflement femelle ; la portion inférieure est de moitié moins haute que le renflement proximal.

Chaque renflement est muni d'un verticille de soies semblables à celles que posséde l'article femelle, ces soies sont seulement ici un peu plus longues. Le verticille inférieur s'insère au niveau de l'équateur du renflement proximal ; le verticille supérieur s'attache à la base de la portion inférieure du renflement distal.

Outre les verticilles de soies, chaque renflement porte encore des filets arqués, en forme d'anses (fig. 14). Ces formations fort gracieuses, découvertes à peu près en même temps par Targioni Tozetti et par l'abbé Kieffer chez d'autres espèces que la Cécidomyie du Buis, ont donné lieu à bien des discussions que je n'ai pas à analyser ici. Nombreux sont les observateurs qui, depuis cette époque, ont constaté leur existence et nombreuses aussi sont les expériences qui démontrent que ce sont bien là des

Fig. 14. — Une soie en anse de l'antenne du mâle.

filets arqués ; j'ai refait, sur l'Insecte que j'étudie ici, celles indiquées par les auteurs qui ont observé ces formations, j'en ai imaginé quelques autres : toutes m'ont conduit aux conclusions de Targioni Tozetti et de Kieffer. — Je ne puis mieux faire, pour décrire ces formations, que de citer le passage suivant de Kieffer se rapportant à l'ensemble des Diplosides, mais qui convient fort bien au cas particulier du *Monarthropalpus buxi*, sujet de ce travail : « Tandis que les papilles des verticilles ordinaires ne portent qu'une soie, l'on voit ici deux minces filets qui sortent de la même base, se divariquent, puis, au milieu de leur longueur, chacun d'eux se recourbe subitement et va rejoindre la papille voisine, à laquelle il est soudé par son extrémité ; il en résulte un verticille composé non pas de soies, comme d'ordinaire, mais de filets arqués, ou bien, si l'on préfère, de poils filiformes et recourbés, dont chacun serait fixé par son extrémité à la base du poil suivant. »

Le renflement proximal ne porte qu'un seul verticille de soies arquées ; il est inséré à la partie supérieure du renflement, près de la tige, au-dessus par conséquent du verticille de soies simples. Le renflement distal est muni de deux verticilles de soies arquées, un au-dessus de celui à soies simples, l'autre au-dessous. Le premier s'insère à la partie supérieure de la portion distale près du col, le deuxième vers la région moyenne de la portion inférieure.

Les yeux sont grands et noirs, tranchant par conséquent fort bien sur la couleur claire de la tête. Ils sont situés de chaque côté de la région céphalique et sont contigus sur le vertex ; vu de face, l'ensemble des yeux rappelle ainsi un fer à cheval dont les extrémités seraient renflées. Ces organes étant volumineux, lorsque l'on regarde la tête de profil, on ne voit qu'eux ou à peu près, de sorte que la tête entière paraît alors noire. Les facettes sont nettement polygonales.

Il n'y a pas d'ocelles.

Les pièces de la bouche ne sont pas proéminentes, les palpes labiaux eux-mêmes, très courts, sont à peine saillants (fig. 15 ; pl. II, fig. 10) de sorte que le bas de la face est arrondi au

point que certains sujets semblent dépourvus d'appendices buccaux à un premier et superficiel examen : ces derniers, en effet, ne se reconnaissent qu'à un fort grossissement et encore d'une façon assez peu distincte.

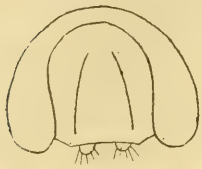


Fig. 15. — Tête de l'imago vue de face.

Les pièces buccales ne présentent rien de bien particulier ; la lèvre supérieure est large, ovalaire ; les mâchoires sont allongées, convexes en dehors, à peu près rectilignes en dedans et se terminent en une pointe émoussée ; la lèvre inférieure est assez réduite. Je n'ai pas pu distinguer la ligule, malgré des efforts répétés.

De chaque côté, la lèvre porte un palpe fort court dépassant à peine le bas de la bouche ; il n'est constitué que par un seul article, cela est même la caractéristique du genre auquel appartient la Cécidomyie du Buis, d'où son nom de *Monarthropalpus*. Les palpes sont recouverts d'une très fine pubescence disposée sans ordre, et ils portent, çà et là, des soies plus longues qui font une saillie très marquée à la surface de l'organe (fig. 16).

Fig. 16. — Un palpe labial (la pubescence fine n'a pas été représentée).

Thorax. — Le thorax de la Cécidomyie du Buis est fortement convexe en dessus et recouvert d'une pilosité fine appliquée contre sa surface à laquelle, de loin en loin, s'entremêlent quelques soies plus allongées mais également couchées, leur pointe étant toujours tournée vers l'arrière.

La face dorsale du thorax, dans sa partie antérieure correspondant aux pro et mésothorax, présente trois petites gibbosités, allongées dans le sens même de l'axe du corps, une médiane et deux latérales, pas toujours très marquées, bien que cependant oujours présentes ; elles sont régulièrement lisses et à section convexe en dessus. La gibbosité médiane est arrondie à son extrémité antérieure, acuminée, au contraire, en arrière ; les latérales sont arrondies à leurs deux bouts (fig. 17). Tandis que la saillie moyenne s'étend suivant la ligne médiane, les deux latérales suivent en avant le bord même du thorax dont elles

s'éloignent en arrière pour s'incliner en dedans ; de sorte que, dans leur ensemble, ces dernières sont obliques de dedans en dehors et d'arrière en avant. Les trois gibbosités laissent entre elles un sillon qui les sépare et dont l'obliquité est la même que celle des gibbosités latérales. Comme je l'ai déjà dit ci-dessus, les gibbosités thoraciques sont d'une couleur différente du fond : elles sont d'un rouge légèrement violacé, tandis que le fond est orangé. C'est sans doute à ces saillies, qu'il ne décrit pas autrement, que Laboulbène faisait allusion lorsqu'il disait qu'il se trouve « sur le dos du prothorax trois bandes, l'une médiane et deux autres latérales, à peine indiquées et légèrement brunâtres ».

Fig. 17. — Thorax, vu dorsalement, montrant ses trois gibbosités.

Sur chaque côté du prothorax est un stigmate.

Le thorax porte une paire d'ailes, une paire de balanciers et trois paires de pattes.

Les ailes s'insèrent sur le thorax, en avant de l'extrémité postérieure des gibbosités latérales ; très développées pour les dimensions de l'animal, elles sont grandes et larges. Leur extrémité distale est arrondie ; la proximale, au contraire, se rétrécit assez brusquement.

Sur toute la surface de l'aile, se trouvent, régulièrement distribuées, des soies fines, relativement assez longues et appliquées contre l'organe. Des poils beaucoup plus longs se rencontrent sur tout le pourtour, particulièrement sur le bord inférieur, ainsi que sur les nervures. Les poils des nervures sont dressés.

L'aile de la Cécidomyie du Buis, comme d'ailleurs celle de toutes les autres Cécidomyies, est parcourue par des nervures qui se traduisent sous l'aspect de traits foncés très fins (pl. II, fig. 5). Mais, chez cette espèce, outre le bord antérieur épaissi en nervure, la *nervure costale*, on ne distingue que trois autres nervures longitudinales, la *nervure subcostale*, la *nervure cubitale* et la *nervure posticale*, et une seule transversale, la *nervure transversale*.

La nervure costale, représentée par le bord antérieur très

épaissi, se prolonge jusqu'à l'extrémité postérieure en diminuant progressivement d'importance.

La nervure subcostale, courte, prend naissance au niveau même de l'insertion de l'aile ; elle est parallèle au bord antérieur, sauf à sa terminaison, où elle s'incline peu à peu vers lui jusqu'au point de l'atteindre.

La nervure cubitale, de beaucoup la plus longue, s'étend sur toute la longueur de l'aile, atteignant l'extrémité distale même de l'organe ; à ce niveau-là l'aile présente une très légère encoche. La nervure cubitale semble naître de la nervure posticale (voir ci-dessous) ; cela n'est qu'une apparence due à ce que la nervure transversale, dont je parlerai plus loin, est située dans le prolongement même de la nervure cubitale et qu'à ce niveau la nervure cubitale présente un changement de direction très marqué. En réalité, la nervure cubitale sort de la nervure subcostale, vers son milieu environ, et, aussitôt après sa naissance, elle se coude presque à angle droit, de sorte que sa partie originelle a l'aspect d'une nervure transversale.

La nervure posticale sort de la base de l'aile. Très oblique, à son origine, par rapport à la direction des autres nervures, elle se bifurque vers le milieu de l'aile ; une de ses branches continue la direction primitive, diminue progressivement d'importance et se perd peu à peu dans la membrane alaire, en se confondant avec le pli alaire dont il sera question plus loin ; l'autre branche, au contraire, prend une direction très oblique et se dirige vers le bord postérieur de l'aile sur lequel elle se termine.

La nervure transversale relie la nervure cubitale à la base de la nervure posticale ; comme je l'ai dit plus haut, elle semble continuer la nervure cubitale elle-même (1).

L'aile du *Monarthropalpus buxi*, comme d'ailleurs l'aile de toute Cécidomyie, possède un pli longitudinal, parallèle à la nervure posticale, le *pli alaire*. Une branche de bifurcation de

(1) Si l'on consulte les différents travaux concernant les Cécidomyies, on constate que tous les auteurs n'envisagent pas les faits de la même façon. Il y en a, en effet, qui considèrent la nervure transversale comme la base même de la nervure cubitale; dans cette interprétation, la nervure cubitale naît de la posticale, et ces auteurs appellent alors nervure transversale celle que je considère ici comme étant la base de la cubitale. Pour la description des nervures de la Cécidomyie du Buis et pour leur dénomination, j'ai adopté la nomenclature proposée par Schiner pour la famille des Cécidomyidés.

la nervure posticale se confond même avec le bord postérieur de ce pli.

Pour la coloration des ailes voir page 289.

Le balancier est un organe très allongé, élargi à son extrémité libre, présentant par suite l'aspect de certaines feuilles d'arbre (fig. 18 et pl. II, fig. 3); la partie étroite, qui rattache l'organe au thorax, est le pédicule. Le balancier est couvert de longs poils sur toute sa surface; son extrémité proximale présente une sorte de renflement articulaire.

Fig. 18. — Forme générale du balancier.

Pour la coloration du balancier voir page 289.

Les pattes sont très longues et fort grêles pour les dimensions du corps. Le nombre de leurs articles est celui que l'on retrouve partout ailleurs et ceux-ci ne présentent guère de dispositions particulières nécessitant une description spéciale bien longue.

Fig. 19. — Articulation de deux articles de a patte.

Les hanches sont assez courtes, guère plus longues que larges. Les tibias sont inermes; chez quelques sujets, les longues soies dressées que porte à son extrémité cette partie du membre peuvent, jusqu'à un certain point et à un examen superficiel, faire songer à la présence d'éperons. Le tarse se compose de cinq articles, le premier étant, à chaque patte, bien plus court que le second. Les articles du tarse sont peu solidement fixés les uns aux autres, étant reliés entre eux par un mince prolongement diminuant progressivement de largeur de la base au sommet (fig. 19); c'est ce qui explique que ces articles peuvent si facilement se désarticuler ; le premier, au contraire, qui est en relation

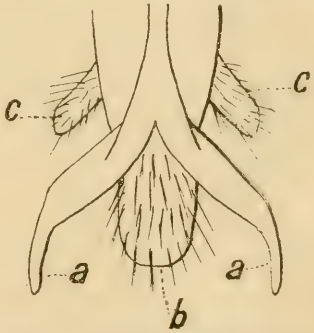


Fig. 20. — Extrémité d'une patte; — *a*, crochets; *b*, empodium *c*, pulvilles.

avec le tibia de la même façon que le tibia est lui-même articulé avec le fémur, ne se sépare guère du membre. Le tarse se termine par un minime article mobile qui porte de chaque côté un *crochet* et un *pulville* et au milieu une pelote unique, l'*empodium* (fig. 20 et pl. II, fig. 6).

Les crochets sont simples, non dentés; ils diminuent insensiblement de diamètre de leur base vers l'extrémité qui est très aiguë (fig. 21). Ils s'insèrent l'un près de l'autre sur le milieu de l'article et divergent ensuite, dessinant par leur ensemble un accent circonflexe (^); ils sont légèrement incurvés en dedans.

Fig. 21. — Un crochet de la patte.

L'empodium a une forme légèrement en massue, étant un peu renflé et arrondi à son extrémité ; il ne dépasse pas l'extrémité des crochets. L'empodium est recouvert de poils denses et serrés.

Les pulvilles, placés en dehors des crochets, ont une forme analogue à celle de l'empodium ; mais ils sont moins développés que celui-ci. Ils sont également recouverts de poils.

Tous les articles des pattes sont recouverts de longs poils couchés dont la pointe est dirigée vers l'extrémité du membre. Çà et là sont quelques poils plus longs et plus ou moins obliques.

Pour la coloration des pattes voir page 289.

Abdomen. — L'abdomen est allongé et revêtu de longs poils dressés. Il comprend neuf anneaux dont les huit premiers sont munis d'une paire de stigmates ; le dernier seul en est dépourvu, mais, par contre, il porte l'armure génitale.

Pour la coloration de l'abdomen voir page 289.

L'armure génitale du mâle possède ses pièces ordinaires (pl. II, fig. 11).

La *pince* est formée par deux branches horizontales, concaves en dedans, par conséquent incurvées l'une vers l'autre ; par leur ensemble, elles dessinent une paire de tenailles. Chaque branche est composée de deux articles dont le basal est le plus volumineux, sans atteindre cependant une fois et demie les

dimensions de l'autre. L'article distal se termine par une sorte de crochet très aigu, d'un brun noirâtre très foncé ; son bord externe est courbe, son bord interne à peu près rectiligne. Les deux articles sont recouverts d'une pubescence fine et dense, parsemée de soies longues et dressées, surtout nombreux sur l'article basilaire.

Le *stylet* est assez allongé et situé dans l'axe même du corps. Il est conique à sa base et cylindrique à son extrémité ; celle-ci est d'un diamètre bien plus faible que celui de la partie basilaire.

Dorsalement le stylet est recouvert par deux lamelles, les *lamelles supérieure* et *intermédiaire* (fig. 22) ; la lamelle inférieure fait défaut, comme d'ailleurs chez tous les Diplosides. Les lamelles supérieure et intermédiaire ne recouvrent pas entièrement le stylet ; elles sont d'abord plus courtes que lui, et de plus elles sont toutes deux échancrées à leur extrémité. Elles sont exactement superposées, de la même longueur, mais la supérieure, plus large, déborde un peu l'intermédiaire sur les côtés. La lamelle supérieure, recouverte d'une pilosité assez longue, est très profondément échancrée ; l'échancrure atteint presque la base, et chacun des lobes ainsi formés se termine par une pointe aiguë. La lamelle intermédiaire est recouverte par une pilosité plus fine et plus dense que celle de la lamelle supérieure ; elle est moins profondément échancrée que celle-ci, l'échancrure atteignant à peine le tiers de la longueur totale de la lamelle.

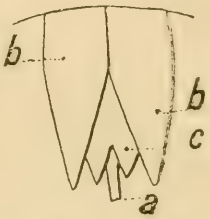


Fig. 22. — Portion médiale de l'armure génitale du mâle. — *a*, stylet ; *b*, lamelles supérieures ; *c*, lamelle intermédiaire.

La femelle possède un oviducte aciculaire, c'est-à-dire terminé en pointe (pl. II, fig. 7). Cet oviducte, en effet, se termine par une sorte d'aiguille très acérée, recourbée en yatagan vers la région dorsale : la base de l'aiguille est relativement très élargie. Cet organe est d'une couleur orangé foncé, comme la spatule de la larve. L'aiguille est plus ou moins visible suivant qu'elle est plus ou moins rétractée ; c'est ainsi qu'on peut n'en voir juste que l'extrémité, comme elle peut être observée sur toute sa longueur.

VI

PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DE LA LARVE

Les larves de la Cécidomyie du Buis vivent uniquement à l'intérieur des feuilles de différentes espèces de Buis, principalement du *Buxus sempervirens* L. Les œufs sont pondus à l'intérieur du parenchyme foliaire; les larves y naissent et il se forme des cavités closes de toute part, limitées seulement par deux lames cellulaires; elles passent toute leur existence à l'intérieur de ces cavités, la nymphose s'y opérant.

La production de ces cavités détermine des déformations particulières de la feuille, qui prend alors un aspect tout à fait caractéristique. La portion de la feuille correspondant à une *cavité*, encore appelée *mine*, se boursoufle, acquiert une coloration spéciale, et il se constitue ainsi une *cécidie* ou *galle*.

Les larves de la Cécidomyie du Buis ne sont donc pas visibles extérieurement, étant cachées à l'intérieur de leurs loges; si on veut les observer, il faut ouvrir celles-ci, ce qui d'ailleurs est très facile. Il suffit pour cela de déchirer la face inférieure d'une cécidie (cette face inférieure n'est autre chose que la face inférieure de la feuille) avec l'extrémité d'une aiguille ; on écarte les lèvres de l'incision ainsi faite, et l'on découvre, à l'intérieur de la cavité, les petites larves désirées.

Les larves extraites de leur mine ne vivent pas longtemps, quelques heures seulement; toujours, celles que j'ai étudiées dans le courant d'un après-midi, de deux à sept heures du soir, étaient mortes le lendemain matin, quels que fussent les soins employés pour les protéger pendant la nuit. Non seulement les larves enlevées de leurs loges ne sont plus dans leur milieu naturel, ce qui est déjà contraire à leur conservation; mais encore, n'étant plus abritées, elles se dessèchent assez rapidement. Cela, du reste, est en rapport direct avec l'influence de la sécheresse sur ces êtres, influence que j'examinerai plus loin. Si l'on veut étudier les larves du *Monarthropalpus buxi* à l'état vivant, il faut donc les extraire des mines qui les renferment au fur et à mesure des besoins.

Les mines de la Cécidomyie du Buis sont loin d'avoir toujours les mêmes dimensions. Lorsque les larves sont très jeunes, chacune d'elles habite isolément dans une petite cavité constituée autour du point où l'œuf a été pondu et où elle est née; à ce moment, chaque mine ne renferme donc qu'un seul individu. A mesure que les larves grandissent, les dimensions de leurs demeures s'accroissent; celles-ci s'étendent donc de plus en plus. De ce fait, il résulte que les mines arrivent en contact et finissent par communiquer; les larves, qui se trouvaient jusque-là dans des loges séparées, sont dès lors réunies dans la même. C'est ainsi qu'à maturité on trouve des cécidies renfermant plusieurs individus.

Le nombre des larves vivant dans une même cécidie est donc des plus variables : une, lorsqu'il n'y a pas eu confluence des galles, ce qui a lieu lorsqu'une feuille n'a reçu qu'une seule ponte ou que sur la même feuille il n'y a eu que très peu d'œufs déposés et à une assez grande distance les uns des autres; deux, trois, quatre et davantage, lorsque différentes mines se sont réunies. Par feuille, j'ai compté de une à dix-sept larves, mais le plus communément j'en ai trouvées de six à douze; c'est là le nombre que l'on peut considérer comme normal. Lorsque le nombre des larves était très élevé, il n'y avait qu'une seule cécidie par organe foliaire; je puis donc dire que le nombre des sujets que j'ai trouvés dans une seule mine a varié de *un* à *dix-sept*.

Si l'on consulte les nombres donnés par les auteurs, il semble que la Cécidomyie du Buis s'est propagée en d'énormes proportions depuis l'époque où Laboulbène étudiait cet Insecte. Laboulbène, en effet, ne comptait que *deux ou trois* larves par feuilles, cela en 1873. Quelques années plus tard, en 1890, Decaux « en observait de *cinq à neuf et quelquefois onze* ». En 1910, 1911 et 1912, j'ai noté *une moyenne de neuf* (six à douze) avec un maximum de *dix-sept*.

La confluence des mines explique fort bien pourquoi, dans une même cécidie, j'ai trouvé, en même temps, des larves à différents âges caractérisés par une différence dans la coloration ou dans l'état de développement de certains organes, par exemple la spatule, et pourquoi aussi j'y ai rencontré, côte

à côte, des larves et des nymphes. Les œufs qui ont donné naissance à ces individus ont été pondus à des époques différentes; chacun d'eux s'est développé isolément, pour son propre compte, les premiers pondus évidemment avant les derniers; puis autour des larves issues de ces œufs s'est formée une cavité. Les larves plus avancées en développement conservent toujours leur avance sur les autres, ce qui se trouve encore lorsque les mines confluent.

Il ne faudrait pas conclure de ce qui précède que les larves de la Cécidomyie du Buis suivent toujours, dans leur développement, une marche mathématiquement régulière. Ce que je viens de dire n'est, en somme, que le schème général de ce qui se passe dans les conditions les plus normales ; mais bien des facteurs interviennent, qui modifient ce processus.

Il arrive souvent, en effet, que des larves subissent des arrêts de développement ; de sorte qu'il peut se trouver que certains sujets très avancés, ainsi momentanément en état latent, soient rattrapés par des retardataires qui, eux, au contraire, ont poursuivi leur cycle sans obstacle.

Ces arrêts sont de deux sortes. Les uns dépendent du sujet lui-même ; ceux-là sont assez difficiles à déterminer, ils n'agissent que sur un seul individu, sans affecter les autres. Je n'insisterai pas. Les autres trouvent leur raison déterminante dans des causes extérieures : conditions atmosphériques ou climatériques, état du végétal, etc. Par exemple, un hiver très long ou très rigoureux peut retarder le développement des larves ; à ce sujet, je citerai les faits suivants. A Bordeaux, les larves naissent toujours en mai, elles passent l'hiver dans leur mine et se transforment en Insectes au printemps ; en 1911, année durant laquelle l'hiver fut assez court et particulièrement doux, j'ai observé les premiers Insectes parfaits le 24 mars ; tandis qu'en 1910 et 1912, où, sans être très rigoureux, les hivers furent plus froids et plus longs qu'en 1911, je ne vis les premiers sujets ailés, respectivement, que le 13 avril et le 16 avril. Autre remarque : les constatations que je viens de rapporter furent faites par moi à Bordeaux ; à Paris où le climat est plus rigoureux qu'à Bordeaux, Laboulbène, en 1870, 1872 et 1873, n'observa les naissances qu'en mai seulement. Il est

juste d'ajouter aussi que ces hivers furent particulièrement rigoureux.

Si certaines larves subissent ainsi des arrêts dans le cours de leur développement, d'autres meurent pour des causes diverses ; aussi m'est-il souvent arrivé de trouver des cadavres de larves à l'intérieur de loges où d'autres sujets vivaient en parfait état de santé. Parmi toutes les causes de mortalité, une des plus fréquentes est certainement la sécheresse. C'est ainsi que j'ai constaté que toutes les fois qu'une feuille minée se détache, pour une raison quelconque, de l'arbuste qui la porte, et tombe à terre, toutes les larves qu'elle renferme meurent bien avant même que la feuille soit désséchée complètement ; les larves extraites d'une cécidie sont vouées à une mort certaine qui se produit quelques heures après cette extraction, et cela d'autant plus vite que l'air ambiant est plus sec ; lorsque l'on coupe un rameau de Buis dont les feuilles sont parasitées et qu'on le laisse librement exposé à l'air, sans placer l'extrémité de la tige dans un vase contenant de l'eau, les larves ne tardent pas à succomber, elles vivent au contraire si le bout de la branche est immergé dans l'eau. Ce sont là des expériences que j'ai plusieurs fois répétées et qui toujours m'ont donné le même résultat. Enfin, voici une nouvelle observation que j'ai faite dans un jardin de la Ville de Bordeaux et qui conduit à la même conclusion que les précédentes : un pied de Buis était parasité par la Cécidomyie, il était très envahi et la presque totalité de ses feuilles portait des cécidies ; il mourut en janvier ; ses rameaux se flétrirent et toutes les larves moururent, sans exception, mais leur mort précéda de longtemps le déssèchement complet des feuilles.

Laboulbène, avant moi, avait constaté l'influence de la sécheresse sur les larves de la Cécidomyie du Buis ; il signale le fait, mais il ne semble pas lui accorder l'importance que je lui donne ici. Son observation mérite cependant d'être rapportée, car elle corrobore mes propres expériences. Des branches de Buis dont les feuilles avaient été minées par des larves furent apportées, en 1867, à Laboulbène, par le docteur Signoret. Il reconnut bien que ces larves appartenaient à des Diptères, mais, comme il ne connaissait pas de Cécidomyie mineuse de feuilles,

il en tenta l'élevage pour étudier les adultes et déterminer ainsi l'espèce à laquelle il avait à faire. Pour cela, il plaça les feuilles et les rameaux, chez lui, dans des boîtes ou des bocaux d'observation. L'éclosion ne réussit pas, contrairement à son attente et malgré les succès qu'il enregistrait, dans des conditions identiques, pour d'autres espèces. L'année suivante, M. Fallou, un de ses amis, auquel Laboulbène avait fait part de ses larves mineuses, recueillit au même endroit (Jardin des Plantes de Paris) des rameaux de Buis dont les feuilles étaient attaquées, il les conserva chez lui et en vit éclore des insectes parfaits ; Laboulbène, qui rapporte ce fait, ajoute : « La raison en était que j'avais déposé simplement les plantes dans des boîtes de carton ou dans des bocaux de verre, tandis que M. Fallou avait placé les rameaux dans une petite bouteille d'eau souvent renouvelée. L'humidité étant indispensable au Buis pour conserver sa fraîcheur, les nymphes ou chrysalides étaient mortes chez moi pendant deux années sans pouvoir sortir de leur loge préparée à l'avance. »

Comme il est facile de s'en convaincre par la lecture du passage qui précède, emprunté au travail de Laboulbène, cet auteur n'avait en vue que l'action de la sécheresse sur les nymphes et la conservation de celles-ci ; de même, pour qu'il y ait nymphose, c'est-à-dire pour que la larve se transforme en nymphe, il faut une certaine humidité, le fait a été démontré par Marchal (1). Cela est bien vrai et indiscutable, mais rien ne montre que les feuilles du Buis de Laboulbène ne renfermaient que des nymphes, lui-même n'en dit rien. Au contraire, d'après le temps qu'il les a conservées, il y a tout lieu de supposer que ces feuilles contenaient en majorité des larves, et enfin, par mes nombreuses et répétées expériences, je crois avoir amplement fait la démonstration qu'une certaine humidité est nécessaire pour la vie des larves du *Monarthropalpus buxi*.

En résumé donc, dans le cours d'un cycle, sur un arbuste en bonne santé, vivant normalement, des larves meurent parce qu'elles sont renfermées à l'intérieur de feuilles qui, pour une raison quelconque, se détachent de leur rameau et

(1) Marchal (P.), Les Cécidomyies des Céréales et leurs parasites (*Ann. de la Soc. entom. de France*, t. XLVI, p. 1).

tombent à terre ; d'autres, parce qu'elles appartiennent à des branches qui se brisent et se séparent ainsi du tronc. Il en est aussi qui périssent parce que la cécidie qui les contient s'ouvre par éclatement de la lame inférieure ; le phénomène est assez fréquent ; par suite de cet éclatement la galle et les larves qu'elle renferme se dessèchent. Enfin il en est qui meurent, sans cause apparente, à l'intérieur de feuilles en parfait état de santé, sauf leur état de parasitisme.

Les fortes chaleurs ne sont pas non plus sans exercer une grande influence sur la vie des larves de la Cécidomyie du Buis. A ce sujet je crois utile de rapporter ici l'intéressante observation que j'ai faite durant le cycle 1911-1912.

Lorsque l'éclosion du *Monarthropalpus buxi* est abondante, à peu près toutes les feuilles de l'année sont parasitées ; c'est ce qui s'est produit en 1911. Au printemps de cette année-là, les petites Mouches pullulaient, aussi tous mes Buis en observation furent-ils entièrement envahis. Je m'attendais donc à une éclosion considérable pour le printemps de l'année 1912.

Mais, dès l'automne de 1911, je constatai que les cavités foliaires renfermaient de nombreux cadavres de larves momifiés ; le nombre des larves vivantes y était très restreint, je n'en comptai guère que de une à six, au plus, au lieu de une à dix-sept. Intrigué par le fait, je poursuivis mes investigations sur tous mes Buis en observation ; partout le résultat fut le même. Je rapprochai cette constatation de ce que j'avais déjà observé pour la Cochylis et de ce qu'avaient fait connaître d'autres naturalistes sur ce dernier Insecte. J'arrivai ainsi à la conclusion que les fortes températures de l'été 1911 (1) avaient tué, dans leur mine, un grand nombre de larves de *Monarthropalpus buxi*. La conséquence directe de ce fait fut que l'éclosion de 1912 a été bien moins abondante que celles des années précédentes ; cela fut général, je l'ai constaté partout où j'ai pu observer des Buis parasités par ce Diptère.

L'action de la température est encore rendue indiscutable par la remarque suivante. Les pieds de Buis cultivés à l'ombre,

(1) L'été 1911 fut excessivement chaud, très long et très sec ; dans la région bordelaise, on nota certain jour jusqu'à plus de 37° centigrades à l'ombre (9 juillet).

ou dans des endroits frais, étaient beaucoup plus parasités que ceux élevés dans des lieux chauds, secs et très ensoleillés. Cela concorde entièrement avec l'observation faite sur les vignes de palus, chez lesquelles la Cochylis paraît avoir été bien plus abondante que dans les vignobles très exposés à la chaleur.

L'observation que j'ai faite sur le *Monarthropalpus buxi* est encore importante à un autre point de vue. Quelques auteurs s'étaient demandé si la mortalité observée sur la Cochylis avait été provoquée par la chaleur elle-même, ou bien si elle n'était pas due à une infection parasitaire déterminée par cette surélévation anormale de température ou à une surproduction d'ennemis de cette espèce. La question, qui peut être posée pour la Cochylis, n'a plus de raison d'être pour les larves de la Cécidomyie du Buis. Ces dernières, en effet, vivent dans des loges closes de toutes parts, sans relation aucune avec l'extérieur, si ce n'est par les minces interstices du tissu lacuneux de la feuille ; elles sont donc à l'abri de toute contagion. Du reste, aucun des auteurs qui ont étudié le *Monarthropalpus buxi* n'a décrit de parasites de cet être ; je n'en ai pas rencontré non plus, malgré de patientes et minutieuses investigations, pas plus d'ailleurs que d'ennemis naturels tant que la larve est incluse dans sa mine. C'est donc bien à la chaleur, et à la chaleur seule, qu'est due la mort de ces êtres. Il est vrai que certains auteurs étaient arrivés à une conclusion identique pour la Cochylis : mon observation vient donc confirmer la leur et, portant sur un autre être, elle donne au phénomène une signification générale (1).

(1) Dans les lignes qui précèdent j'ai eu plusieurs fois à citer l'action de la chaleur sur la Cochylis; aussi, comme éclaircissement, je crois devoir ajouter quelques explications.

Nombreux ont été les auteurs qui, en 1911, ont signalé l'avortement de la génération d'été de la Cochylis. De divers côtés, ce fait a été indiqué et l'on peut dire que le phénomène a été général (Bordelais, Champagne, Bourgogne, Anjou, etc.) ; je ne rapporterai pas ici les diverses observations faites à ce sujet, car la plupart d'entre elles ont déjà été publiées. Il m'a été donné d'étudier les causes de cet avortement dans deux régions du département de la Gironde, le Blayais et le Castillonnais ; mes constatations ont été identiques dans les deux cas et concordent entièrement avec celles faites par les autres observateurs.

La première génération de la Cochylis, d'une façon générale, avait été favorisée par des conditions atmosphériques particulièrement propices pour le

Par contre, les basses températures semblent n'avoir aucune influence sur la vitalité des larves de la Cécidomyie du Buis, sauf celle de retarder leur développement, comme je l'ai indiqué ci-dessus. L'être hiverne, en effet, à l'état de larve, à l'intérieur de ses cécidies ; or, par les temps de gelée, je n'ai jamais observé de morts récentes dans les nombreuses mines que j'ai ouvertes. D'une façon générale, les larves de Cécidomyie paraissent pouvoir supporter de très grands froids ; à ce sujet je crois devoir rapporter le fait suivant cité par l'abbé Kieffer : « Un pot à fleurs, contenant de la terre dans laquelle des larves de *Perrisia cardaminis*, Winn. s'étaient ensevelies, fut exposé à une température de — 25° ; cela n'empêcha pas ces larves d'arriver plus tard à leur métamorphose. »

Enfin il est à remarquer que les larves de la Cécidomyie du Buis, vivant à l'intérieur de loges closes, se trouvent naturellement protégées contre une foule de causes de destruction auxquelles sont exposées les espèces libres (animaux entomophages, parasitisme, etc.).

Comme toutes les autres larves de Cécidomyie, la Mouche du Buis semble ne se nourrir que de liquides ; jamais, en effet, je n'ai trouvé de matières solides dans son tube digestif. Ce qui

développement de cet être ; de sorte que l'on redoutait, avec juste raison, une généralisation du fléau au moment de la deuxième génération.

Vers la fin du printemps de 1911, les larves de la Cochylis étaient nombreuses, bien venues, lorsque, à la fin de juin et au commencement de juillet, la température fut très élevée ; comme je le disais ci-dessus, on nota certain jour, jusqu'à plus de 37° centigrades à l'ombre (9 juillet). Cette élévation excessive de la température eut pour conséquence de tuer de nombreuses larves et chrysalides dont on retrouvait dès lors les cadavres desséchés en grande quantité. L'invasion d'été fut ainsi enrayée ; les statistiques effectuées montrent, en effet, qu'elle fut à peu près nulle ; dans certaines régions, il n'y eut même pour ainsi dire pas de deuxième génération. Dans les vignobles moins exposés à la chaleur, dans les palus, par exemple, la mortalité de la Cochylis fut moins accentuée, bien que cependant elle fut, de beaucoup, plus grande qu'à l'ordinaire.

On a discuté pour établir sur quelle génération les fortes chaleurs de 1911 avaient plus particulièrement fait sentir leur action. Je n'interviendrai pas ici dans ce débat, bien qu'il m'ait été donné de faire d'importantes observations à ce sujet. Dans cette note, je ne veux retenir que le fait que les hautes températures de juin et juillet 1911, concordant avec une période prolongée de sécheresse, ont détruit un très grand nombre de larves et de chrysalides de Cochylis, au point que la deuxième génération a été à peu près complètement annihilée.

est encore en concordance avec cette affirmation, c'est que les parois de la cavité où elles vivent ne paraissent pas rongées, les cellules faisant plutôt hernie vers l'intérieur de la mine.

Les auteurs qui ont étudié les larves de Cécidomyie incluses dans des galles entièrement closes, comme c'est ici le cas, ont été unanimes pour déclarer que la galle ne renferme jamais de traces d'excréments; l'être paraît, dès lors, s'assimiler toute la nourriture qu'il prend. Dans les cécidies de la Mouche du Buis, je n'ai jamais trouvé de grandes masses d'excréments, l'intérieur de ces cavités étant toujours très propre et ne renfermant que les larves sans aucun corps étranger, pas même des dépouilles larvaires, témoins de mues antérieures. Cependant, presque toujours, dans les anfractuosités de la galle j'ai découvert de petits amas d'une substance jaune clair, mais en infime quantité. Quelles sont la nature et la signification de cette substance ? Ce n'est certainement pas le résultat d'un rongement de la loge; ni la constitution de la bouche de la larve, ni l'examen microscopique de cette sorte de poussière ne permettent de conclure dans ce sens. J'incline à penser que c'est là un résidu fécal, l'assimilation des liquides absorbés n'étant pas aussi complète qu'on l'a dit.

Vivant, le plus souvent, en grand nombre dans une même galle, les larves de la Cécidomyie du Buis y sont plus ou moins gênées les unes par les autres, et cela d'autant plus que la mine n'a pas de bien grandes dimensions pour la population qu'elle renferme; aussi ces êtres sont-ils généralement immobiles à l'intérieur de leur gîte, ou, s'ils bougent, leurs déplacements sont *extrêmement limités*. Quels que soient les artifices d'observation que j'aie employés, jamais je n'ai vu ces larves se mouvoir à l'intérieur de leur cécidie, pas même à l'ouverture de celle-ci; en ce moment, elles n'effectuent que des *mouvements sur place* sans même essayer de fuir dans les parties encore couvertes pour y chercher asile.

Lorsque les larves ont été enlevées de leur cécidie et déposées sur la table d'observation, elles ne se déplacent pas non plus; elles n'essayent pas de fuir comme le font les larves d'espèces vivant librement, elles demeurent à la même place ou peu s'en

faut. Elles ont cela de commun avec toutes les larves de Cécidomyies vivant à l'intérieur de cécidies closes.

Mais, si elles ne cherchent pas à fuir, les larves de la Cécidomyie du Buis n'en sont pas immobiles pour cela ; elles présentent généralement certains *mouvements sur place*, assez désordonnés, mais n'amenant ordinairement aucun déplacement notable. Si, par hasard, il y a déplacement, celui-ci paraît involontaire, et c'est justement ce qui le caractérise. Cela, du reste, s'explique fort bien : cet être, habitué à vivre dans un espace clos, fort limité, où il est à l'abri de toute influence extérieure, ne peut certainement pas avoir l'intuition du déplacement et de la fuite.

Je n'ai jamais vu de mouvements de reptation chez cette larve, mouvements cependant si communs chez les Cécidomyies libres; je ne l'ai non plus jamais vue sauter, la presque majorité des Diplosides est pourtant sauteuse. Les seuls mouvements que j'ai observés chez la larve de la Cécidomyie du Buis, en dehors de sa mine, une fois posée sur la table d'observation, sont, par suite, les suivants :

1° *Mouvement de rotation.* — Conservant son attitude rectiligne, la larve tourne sur elle-même à la façon d'une barrique ; mais, par suite de sa forme tronconique, elle décrit une trajectoire courbe. Pendant qu'elle se meut ainsi, je n'ai noté aucun mouvement des anneaux ; l'être semble rigide, à peine s'il existe un léger frémissement de la partie antérieure. Ce mouvement persiste pendant quelques secondes, puis cesse ; il peut ensuite reprendre après un court repos, soit dans le même sens, soit en sens contraire, sans cause déterminante, du moins en apparence, et cela plusieurs fois de suite. Je crois que les diverses formations tégumentaires et la spatule ne sont pas étrangères à la production de ce mouvement ; les larves jeunes, dépourvues de ce dernier organe, en effet, ne se déplacent pas ainsi.

2° *Mouvement de flexion.* — L'être replie une de ses extrémités en dessus ou sur un des côtés, l'autre moitié du corps restant immobile ; il revient ensuite au repos et recommence, soit du même côté, soit de l'autre, cela un certain nombre de fois. Il arrive aussi qu'il se courbe en S, une extrémité se pliant dans un sens et l'autre dans l'autre. Ces mouvements de flexion

se produisent presque toutes les fois que l'on touche la larve lorsqu'elle est tranquille sur la table d'observation ; il semble que ce soit pour elle un moyen de défense. Aussi sont-ce ceux que l'on observe généralement lorsque l'on ouvre une mine ; dès que la lamelle foliaire inférieure est enlevée, les larves, jusque-là immobiles, commencent à se tordre, et ces mouvements s'accélèrent encore lorsque l'on cherche à saisir ces petits êtres ; il est à ajouter que ce sont les seuls mouvements que l'on constate alors, car les larves, comme je l'ai dit ci-dessus, ne cherchent nullement à se cacher ou à fuir. Souvent le mouvement de flexion est suivi d'un mouvement de rotation, comme si l'effort produit par le premier suffisait à déclancher le second ; ce qui, d'ailleurs, est fort possible.

Les verrues des téguments peuvent fort bien servir de points d'appui à la larve, à l'intérieur de la mine. Celle-ci est petite, il est vrai, mais par rapport aux dimensions mêmes de la larve elle est relativement large, de sorte que les habitants d'une même cécidie pourraient tomber dans les parties les plus déclives lorsque la feuille est oblique, ce qui est très fréquent, et s'accumuler les uns au-dessus des autres, si rien ne les retenait en place. Au contraire, grâce aux aspérités que présentent les téguments, ils peuvent s'accrocher, consciemment ou non, aux irrégularités de leur loge, et rester ainsi en place quels que soient la situation de la feuille et les mouvements qui puissent lui être imprimés. C'est également là le rôle que l'abbé Kieffer accorde à ces organes pour les espèces libres cheminant entre les fragments d'écorce des végétaux.

Lorsqu'une larve se raccourcit ou présente des mouvements de torsion, les verrues jouent encore un rôle actif en permettant à l'animal de s'arc-bouter sur l'appui où il repose.

Quant au rôle des papilles, surtout celles munies de soie, je partage à leur sujet l'opinion de l'abbé Kieffer, qui en fait des organes du toucher. Si, en effet, les organes oculaires ne sont pas d'une grande utilité pour les larves de la Cécidomyie du Buis, qui vivent constamment dans des endroits sombres, il n'en est pas de même pour les organes du tact. Deux larves, par exemple,

peuvent entrer en contact, ou bien l'une d'elles peut être réfugiée dans une anfractuosité étroite; les organes du tact, pressés par les corps voisins, avertissent alors ces êtres de leur mauvaise situation; par des efforts plus ou moins grands ils pourront s'éloigner de cet endroit et mieux se placer. Pour cela, ils n'ont pas de grands déplacements à effectuer, ce qui, d'ailleurs, leur serait impossible; mais quelques mouvements de flexion et de rotation sont suffisants pour obtenir un résultat utile.

Quel est le rôle de la spatule ? Il est bien difficile de le déterminer exactement pour la larve de la Cécidomyie du Buis. Ce rôle a été bien discuté par les auteurs pour différentes espèces, et bien diverses ont été les opinions formulées. Ici, je me garderai de donner une idée générale sur les fonctions de cet organe dans toute la famille des Cécidomyides; je n'envisagerai seulement que le *Monarthropalpus buxi*, espèce que j'ai étudiée avec détails et pendant longtemps (trois ans).

Laboulbène a dit que la spatule de la Cécidomyie du Buis, « lui sert sans nul doute pour tracer, entre les deux lames de la feuille du Buis, sa galerie de mineuse », et encore qu'elle « décolle à la manière d'un coin les parties supérieure et inférieure de la feuille ». Cela n'est pas, car la spatule n'apparaît qu'au moment de la maturité larvaire, c'est-à-dire à une époque où la mine est déjà complètement formée ; elle ne saurait donc servir à la constituer.

Beaucoup d'auteurs ont voulu voir dans la spatule un organe de perforation. Cela n'est pas admissible pour la larve du *Monarthropalpus buxi*; cette larve, en effet, n'a jamais rien à perforer. Pendant toute son existence, elle reste parfaitement close dans sa mine, sans jamais en sortir ni trouer les lames qui limitent cette cavité ; c'est la nymphe seule qui perce la cécidie, et la nymphe n'a déjà plus de spatule.

Je n'insisterai pas sur l'opinion de Mik, qui considère la spatule comme un organe de filage (1). Notre larve ne file pas, puisqu'elle ne forme pas de cocon.

Des auteurs ont considéré la spatule comme un organe de

(1) Mik Jos, Ueber ein bisher noch unbekanntes Organ der Cecidomyiden-Larven (*Wiener ent. Zeitg.*, t. II, 1883).

locomotion ; cette opinion, qui peut être fort juste et doit être envisagée pour les espèces libres, ne saurait être admise pour la larve de la Cécidomyie du Buis, incluse dans sa mine. A l'intérieur de celle-ci elle ne se déplace guère en effet, et les déplacements, si par hasard ils ont lieu, sont si restreints qu'ils ne sauraient donner lieu à une étude spéciale ; on peut bien par contre, à la rigueur, parler de mouvements et de déplacements lorsque l'animal est extrait de sa loge, mais ceux-ci n'ont guère d'importance car ils sont *anormaux* par le fait que l'être reste constamment dans sa cécidie et que, s'il en sort, c'est par le fait d'une action mécanique portant sur la feuille à l'intérieur de laquelle il vit, action à laquelle, du reste, *il reste toujours totalement étranger*.

Je n'ai pas à envisager la spatule comme organe du saut, rôle qui paraît indéniable chez certaines espèces, comme l'a, du reste, montré Giard (1). Ici, elle ne saurait remplir cette fonction, car les larves de la Cécidomyie du Buis, renfermées dans une mine étroite, ne peuvent pas sauter ; ces êtres ne sautent d'ailleurs pas davantage lorsqu'on les a extraits de leur prison et posés sur la table d'observation. Je n'ai pas non plus à examiner la spatule comme organe locomoteur proprement dit, nos larves ne se déplaçant pas ; pas plus que comme organe permettant à ces êtres de se retourner dans leur cocon, puisqu'ils n'en ont pas (Enock et Marchal) (2 et 3).

Je pense que la spatule de la Cécidomyie du Buis est simplement un organe de soutien, qu'elle permet à la larve de se maintenir en place, à l'intérieur de sa mine, et qu'en cela elle complète l'action des verrues. Par sa taille et sa forme elle permet à la larve de mieux se fixer qu'elle ne peut le faire avec simplement ces derniers organes. Cela semble bien concorder avec le fait que ce n'est que vers la fin de sa vie que la larve possède une spatule. En ce moment, en effet, la loge est beaucoup plus vaste que précédemment, par conséquent les deux

(1) Giard (A), Note sur l'organe appelé *spatula sternalis* et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyies (*Bull. Soc. entom.*, 1893).

(2) Enock (Fr.), The life History of the Hessian-Fly, *Cecidomya destructor* (*Transact. of the entom. Soc. of London*, 1891).

(3) Marchal (P.), Les Cécidomyies des Céréales et leurs parasites (*Ann. de la Soc. entom. de France*, 1897).

lames foliaires qui la limitent sont plus espacées; jusque-là les verrues pouvaient suffire à agripper l'être, mais maintenant que, par suite de l'élargissement de la loge, la larve ne touche plus aussi intimement les parois de la mine, elles trouvent un adjuvant des plus utiles dans un organe nouveau, plus long et plus puissant qu'elles.

Par la fixation qu'elle donne au corps, la spatule favorise les *petits* mouvements, *si rares et si limités*, que la larve effectue parfois au sein de sa loge. Lorque la larve est extraite de sa mine (fait sans importance puisque anormal et indépendant de l'être), la spatule peut aider à la production des mouvements que j'ai décrits (rotation et flexion), en servant d'arc-boutant.

D'après les multiples observations que j'ai faites sur la Cécidomyie du Buis, je crois pouvoir affirmer que l'éclosion se produit dans les premiers jours qui suivent la ponte, sans cependant pouvoir dire d'une façon *exacte* à quel moment elle a lieu; cependant, il m'a bien semblé qu'elle se produisait toujours dans le courant de la semaine qui suivait la ponte.

Quant au temps nécessaire à la larve pour atteindre sa maturité, il est assez variable, car il est sous la dépendance des conditions climatériques et atmosphériques. C'est ainsi, par exemple, que pendant les trois années que j'ai suivi à Bordeaux le développement de cette espèce, le temps a varié d'une année à l'autre, bien que, dans tous les cas, les conditions d'examen fussent les mêmes et l'exposition des arbustes en observation exactement identique. D'autre part, si l'on compare mes observations faites à Bordeaux à celles de Laboulbène et à celles de Decaux qui eurent lieu à Paris, on constate que pour ces dernières, d'une façon générale, le temps fut plus long que pour mes élevages personnels; le climat de Paris est, en effet, plus rigoureux que celui de Bordeaux.

Il me semble intéressant de suivre, ici, le développement des larves de leur naissance à leur maturité.

Au début, la jeune larve a une taille minuscule ne dépassant pas celle de l'œuf; elle grandit ensuite, mais assez lentement. La forme du petit être est bien celle de l'adulte; il possède le

même nombre de segments que ce dernier et ses téguments offrent des verrues spiniformes semblablement disposées, mais il est totalement dépourvu de spatule et il est d'une couleur verte au lieu d'être orangé comme lorsque le développement est terminé. Ce sont là, avec la taille, les seules différences que j'ai pu observer. Enlevées de leur loge, ces petites larves restent complètement immobiles, pas le moindre mouvement de défense, ni rotation, ni flexion. A cet âge, la larve est seule dans sa loge, celle-ci ayant encore des dimensions très réduites. Tel est l'état que m'ont toujours présenté les larves en mai; la ponte, dans mes observations, s'effectuait au commencement d'avril ou au début de mai en moyenne.

Pendant la première quinzaine de juin, la différence avec l'état précédent n'est guère appréciable. Les larves sont encore vertes, leur taille ne dépasse pas un demi-millimètre, leur aspect général est le même, elles sont encore immobiles à la sortie de leur cécidie. Les loges sont cependant déjà plus grandes, et quelques-unes, dès cette époque, commencent leur confluence; assez souvent, en effet, j'ai trouvé deux larves dans la même mine.

Pendant la deuxième quinzaine de juin, les larves atteignent une longueur variant de trois quarts de millimètre à un millimètre; elles conservent la couleur et l'aspect qu'elles avaient dans la quinzaine précédente, elles n'ont pas acquis d'organes nouveaux et sont toujours aussi peu vives lorsqu'on les extrait de leurs loges. Celles-ci n'ont pas beaucoup augmenté de dimensions; les confluences cependant ont une tendance à s'accentuer.

En juillet, les larves atteignent de un millimètre à un millimètre et demi de longueur; même couleur et même aspect que précédemment. Elles commencent à montrer un peu plus de vivacité.

De juillet à la fin de l'année, la larve ne présente guère de changement appréciable; sa longueur s'accroît progressivement; sa couleur verte prend une teinte jaunâtre. Les verrues cingentes se développent, s'ajoutant aux verrues spiniformes; leur nombre augmentera de plus en plus. Pendant cette période, la larve devient de plus en plus vive; lorsqu'on ouvre la mine,

elle présente des mouvements de défense, rotation et flexion, peu vifs en juillet, mais d'autant plus accentués que l'on considère une larve plus âgée. Les mines grandissent encore et leur confluence devient la règle.

Dès décembre, quelques larves, tout en conservant les mêmes caractères que précédemment, commencent à prendre une teinte orangée, et cette couleur ne fera que se généraliser et s'accentuer de plus en plus avec le temps.

L'apparition des verrues cingentes est un phénomène intéressant à noter ; nous savons qu'en même temps que la larve avance en âge la mine s'agrandit, or à mesure que cet agrandissement se produit on voit augmenter les moyens de soutien ; ce sont d'abord les verrues spiniformes qui apparaissent dès la naissance, puis les verrues cingentes de juillet à décembre, puis la spatule, qui, comme je l'ai dit, caractérise la maturité. Cela ne s'accorde-t-il pas avec le rôle que j'ai donné ci-dessus à ce dernier organe ?

Vers janvier ou février, en effet, apparaît la spatule ; c'est l'extrémité fourchue, qui devient visible la première, puis ensuite la tige. D'abord hyaline, incolore, la spatule acquiert peu à peu sa couleur brune, mais toujours d'avant en arrière. La fourche peut fort bien être constituée, chitinisée, colorée, qu'il n'y a pas encore trace de tige ; d'où les différents aspects que présente la spatule de la Cécidomyie du Buis.

Lorsque la spatule est formée, la larve a atteint son complet développement ; elle ne subira dès lors plus de changement et est prête pour la métamorphose. Elle est très vive, beaucoup plus encore que dans le stade précédent.

Il a été décrit des mues durant le cours du développement des larves de Cécidomyies. Pour la Cécidomyie du Buis je n'ai jamais pu en observer une seule, et, ce qui est mieux encore, *jamais*, à l'intérieur des mines, je n'ai trouvé de dépouilles larvaires, quel que soit le nombre des sujets habitant une même cécidie ; je n'ai jamais donc eu le moindre indice de mues.

VII

PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DE LA NYMPHE

La date de la nymphose varie avec les lieux où on l'observe puisque, comme je l'ai montré dans le chapitre précédent, le climat influe sur le développement des larves ; elle varie également avec les années, les variations atmosphériques (froid, humidité, sécheresse, etc.) ayant aussi une grande influence sur le développement de ces êtres. C'est ainsi qu'à Bordeaux, d'après mes expériences, la larve du *Monarthropalpus buxi* paraît toujours entrer en nymphose en mars ; j'ai, en effet, observé les premières nymphes, en 1910 le 22 mars, en 1911 le 1er mars, en 1912 le 25 mars. D'après les constatations de Laboulbène, faites à Paris, la nymphose, au contraire, *semblerait* se produire bien plus tard. Cet auteur n'indique pas l'époque à laquelle il constata le phénomène, il ne fait connaître que la date où apparurent les êtres ailés ; mais de celle-ci, par comparaison avec ce que j'ai vu moi-même, on peut facilement en déduire celle de la transformation des larves en nymphes. Dans mes expériences les insectes parfaits apparurent en mars-avril, tandis que dans celles de Laboulbène on les vit seulement en mai ; or j'ai toujours observé les premières nymphes en mars, ce qui *laisse supposer* que dans le cas de Laboulbène, à Paris, les nymphes *durent* se former en avril.

Cette période nymphale est la seule que présente la Cécidomyie du Buis ; chez cet être, en effet, il n'existe qu'une seule génération par an ; j'ai suivi de très près le cycle vital de ce petit Diptère et jamais je n'ai vu de deuxième éclosion. Il n'en est pas moins intéressant de rappeler que Decaux a trouvé des nymphes encore vivantes à la fin du mois de juillet, une année où l'éclosion avait paru être close le premier juin ; c'étaient probablement là, à mon avis, des sujets retardés dans leur développement. Il aurait été, certes, important de constater l'état de la feuille et de bien se rendre compte s'il existait un diaphragme transparent sur la lame inférieure des mines où ces nymphes ont été trouvées, car les diaphragmes ont un grand

rôle à jouer lors de la naissance de l'imago, comme je le montrerai plus loin ; l'absence de diaphragmes est, par exemple, un obstacle insurmontable. Si donc les diaphragmes manquaient dans le cas observé par Decaux, celui-ci s'explique ainsi fort bien. Malheureusement cette constatation n'a pas été faite.

L'observation de Decaux ne saurait faire songer à une deuxième génération de la Cécidomyie du Buis, toutes mes constatations sont, en effet, contraires à cette manière de voir, et, en cela, je ne puis qu'être absolument affirmatif.

Il reste à examiner si ce ne seraient pas là des sujets qui, pour des raisons diverses, la sécheresse par exemple, auraient prolongé leur existence, étendant ainsi leur cycle vital d'une ou deux années, comme le font d'ailleurs, plus ou moins couramment, d'autres espèces de Cécidomyies. La Cécidomyie du Buis, d'après mes observations, ne persiste guère à l'état nymphal au delà de la fin de la période normale de naissance; quelques individus peuvent bien marquer un certain retard et rester enfermés dans les mines après cette date, mais cela est peu fréquent et jamais ne dure longtemps lorsque le cas se produit. Ou bien ces sujets retardataires se transforment à leur tour en insectes, ou bien ils meurent ; quinze jours ou trois semaines tout au plus après la fin de la période de naissance il n'en existe plus à l'état vivant. Telle était, certainement, la situation des nymphes trouvées en juillet par Decaux.

Du reste, il est bien facile de se rendre compte que la Cécidomyie du Buis ne peut pas passer une nouvelle année à l'état de larve ou de nymphe. Les anciennes feuilles, celles qui ont été parasitées au printemps précédent et qui ont logé les larves qui se sont transformées en insectes, se détachent des rameaux ou se dessèchent sur place ; il en est de même de celles dont les larves, pour une raison quelconque, n'ont pas donné d'imagos. Ces dernières tombent en général vers juin ou juillet (dans mes observations faites à Bordeaux) ou, à partir de ce moment, tout en se desséchant sur place, elles se craquellent par éclatement de la lame inférieure de la mine. Cela se produit quels que soient les soins employés à la conservation du Buis. Or, nous savons que les larves ne vivent jamais à l'intérieur de feuilles tombées à terre ou à l'intérieur de feuilles craquelées

(voir le chapitre de la physiologie des larves) ; les nymphes placées dans ces mêmes conditions meurent également. De plus, ni les unes ni les autres ne peuvent chercher un abri dans le sol humide lorsque la feuille est tombée à terre, parce qu'elles sont incapables de se déplacer et qu'elles meurent peu après avoir été extraites de leur mine. Pour ces raisons, ni les larves ni les nymphes ne peuvent persister une année de plus que ne comporte leur cycle vital.

Si l'on compare les dates où j'ai observé les premières nymphes à celles où j'ai constaté les premières naissances, on peut conclure que la nymphose de la Cécidomyie du Buis a une durée d'environ trois semaines. Sur ce point, je suis en désaccord avec Laboulbène qui n'indique qu'une à deux semaines ; aussi je crois utile de citer ici les dates que j'ai notées :

Années.	Apparition des premières nymphes.	Apparition des premiers animaux ailés.	Nombre de jours.
1910.....	22 mars.	13 avril.	22
1911.....	1er —	24 mars.	23
1912.....	25 mars.	16 avril.	22

Je tiens, en outre, à bien faire observer que mes Buis en expérience n'étaient l'objet d'aucuns soins spéciaux ; toujours je me suis astreint à me rapprocher le plus possible de ce qui se présente dans la nature. La plupart de mes Buis, en effet, vivaient en pleine terre, les autres étaient conservés en caisses ; mais ces derniers étaient laissés dehors, en plein air, quelle que soit la température ; lorsque je les entrais dans mon laboratoire pour étudier les mœurs de l'adulte avec plus de facilité, c'était toujours après l'éclosion des premiers sujets. Le séjour des Buis en laboratoire ne pouvait donc avoir aucune influence sur le développement des Cécidomyies en observation ; du reste, il me restait toujours la ressource de comparer mes observations faites sur des sujets provenant de pieds élevés en caisses à celles obtenues sur des individus vivant sur des arbustes croissant librement en pleine terre, ce que d'ailleurs je ne manquais jamais de faire.

La nymphose du *Monarthropalpus buxi* a lieu à l'intérieur même de la cécidie et toutes les larves contenues dans une de ces cavités se métamorphosent ainsi côte à côte. La nymphose

ne saurait avoir lieu en dehors d'une galle, même exceptionnellement, car, extraites de celle-ci, les larves meurent assez rapidement.

La larve se métamorphose sans préparation spéciale, elle ne forme pas de *cocon*, et jamais je n'ai vu de fils soyeux reliant les différentes parties de la mine, comme cela se produit pour d'autres espèces; la transformation a donc lieu à l'intérieur même des téguments de la larve. Au moment du passage de l'état larvaire à l'état nymphal, l'animal ne se dégage jamais, en effet, de sa peau larvaire, comme cela a été décrit pour d'autres espèces, car jamais je n'ai trouvé de dépouilles dans la mine; pas plus d'ailleurs que, précédemment, je n'avais trouvé des peaux indiquant des mues larvaires.

Les naissances des Cécidomyies du Buis parasitant un même arbuste s'échelonnent sur une période assez longue, deux semaines environ; il s'ensuit que les nymphes portées par un pied ne sont pas toutes au même état de développement. Dans une même cécidie, tous les sujets ne sont pas non plus, à la fois, toujours au même point; il y en a de différents âges. Ce qui s'explique, d'ailleurs, fort bien par le fait que les œufs portés par une feuille n'ont été pondus ni au même instant, ni le même jour, le plus souvent.

L'aspect des nymphes de la Cécidomyie du Buis varie beaucoup suivant l'époque à laquelle on les considère, par suite du plus ou moins grand développement des appendices, de la couleur, de l'état dans lequel se trouvent les diverses parties du corps (tête, thorax, etc.). Un sujet pris au commencement de la nymphose ne se distingue que peu d'une larve; à la fin de cette période, au contraire, il en est très différent. Entre ces deux états extrêmes se trouve toute une série de formes intermédiaires.

Une certaine humidité est indispensable à la vie des nymphes; les nymphes appartenant à des feuilles séparées des rameaux ou à des branches cassées ne tardent pas à mourir lorsque ces parties se dessèchent. Pour conserver vivantes des nymphes appartenant à des branches détachées de l'arbuste, il faut avoir soin de plonger l'extrémité de celles-ci dans de l'eau;

c'est pour avoir négligé ce détail que Laboulbène a vu mourir ses élèves.

Non seulement la sécheresse est contraire à la bonne conservation des nymphes, mais encore elle retarde ou empêche la nymphose des larves, même lorsque celles-ci sont placées en des lieux sains. La plupart des auteurs qui ont étudié la nymphose des Cécidomyies insistent, en effet, sur la nécessité d'un milieu humide pour la production de la métamorphose; le phénomène est donc général et non point spécial à l'être que j'étudie dans ce travail.

Les brusques abaissements de température, dus, par exemple, aux gelées printanières, ne semblent pas avoir une action néfaste sur la vie des nymphes de la Cécidomyie du Buis, tout au plus peuvent-ils en retarder l'éclosion. C'est peut-être bien pour cette raison qu'en 1911, dans mes observations, la durée de la nymphose fut de vingt-trois jours au lieu de vingt-deux les autres années; en 1911, en effet, la métamorphose eut lieu beaucoup plus tôt qu'en 1910 et 1912 (voir le tableau ci-dessus et par conséquent à une époque où la température est ordinairement plus basse.

Je n'ai pas à envisager l'action des grands froids prolongés sur les nymphes, parce que la nymphose se produit toujours au commencement de la période des beaux jours.

Comme les larves, les nymphes extraites de leur mine ne tardent pas à succomber, elles meurent parce qu'elles se dessèchent; il m'a toujours été impossible, en effet, de les conserver en bon état jusqu'au moment de l'éclosion, en dehors de leurs feuilles. Pour la même raison, les nymphes appartenant à des mines dont la lame inférieure craquelle meurent aussi. Il est cependant à signaler que dans ces conditions défectueuses les nymphes vivent bien plus longtemps que les larves.

La nymphe a des mouvements qui rappellent ceux de la larve (rotation et flexion), mais ils sont plus lents, moins étendus: l'être est paresseux. Je crois inutile d'avoir à revenir ici sur la description de ces mouvements que j'ai étudiés avec détails dans le chapitre consacré à la larve, le lecteur voudra bien s'y reporter.

Lorsqu'elle est extraite de sa mine et placée sur la table d'observation, dès qu'on la touche ou l'inquiète, la nymphe répond en s'agitant; malgré ces mouvements elle ne se déplace guère et, s'il y a déplacements, ceux-ci sont fort restreints et paraissent être absolument inconscients. A l'intérieur de sa mine, la nymphe ne se déplace pas non plus, sauf cependant à la fin même de la nymphose, où elle prend une situation spéciale et bien déterminée.

Les verrues abdominales permettent à la nymphe de se maintenir en place à l'intérieur de la mine, tout comme les diverses verrues de la larve. Elles jouent également un rôle dans les mouvements; grâce à elles l'être peut s'arc-bouter, principalement au moment de l'éclosion, alors qu'il fait de grands efforts pour sortir de sa cécidie.

Quant aux cornes céphaliques, elles ont un rôle bien spécial; les auteurs qui les ont étudiées chez différentes espèces (Dufour, Winnertz, Lœw, Kieffer, etc.) s'accordent à dire qu'elles servent à perforer le cocon ou la galle lors de l'éclosion. Ici, dans le cas particulier du *Monarthropalpus buxi*, elles servent à percer un des minces diaphragmes transparents qui se trouvent sur la lame inférieure de la cécidie; car la galle n'étant pas déhiscente à maturité, c'est la nymphe elle-même qui doit en perforer l'enveloppe pour sortir. J'ai moi-même constaté le phénomène, après d'autres auteurs il est vrai. Une autre preuve en faveur de cette fonction est la remarque suivante de l'abbé Kieffer : « Les nymphes qui n'ont rien à perforer ni à soulever sont inermes, tandis que toutes les autres ont une armure céphalique. » Mais si, pour sortir de sa mine, la nymphe perce un des diaphragmes de la lame inférieure de la cécidie, elle n'est pour rien dans la formation de celui-ci, pas plus, d'ailleurs, que la larve; les diaphragmes se forment seuls, naturellement, sans l'intervention *directe et immédiate* de la Cécidomyie en voie de développement, contrairement à ce qui se produit pour la presque totalité des espèces de cette famille de Diptères.

Quelque temps avant l'éclosion, les nymphes prennent, dans leur galle, une disposition particulière, bien définie; leur région céphalique se place au-dessous d'un des petits diaphragmes

transparents que possède la lame inférieure de la cécidie. En cela, l'observation faite par Dufour, en 1846, pour *Lasioptera eryngii* se trouve être parfaitement exacte pour la nymphe du *Monarthropalpus buxi*. Il est à remarquer que le nombre des diaphragmes que possède une cécidie est bien souvent inférieur à celui des nymphes qu'elle renferme, il en résulte que deux ou trois nymphes arrivent à se grouper autour d'un même diaphragme, tête contre tête. L'une de celles-ci percera le diaphragme et naîtra la première; après un temps plus ou moins long, une deuxième nymphe sort de la galle par le même orifice; enfin, vient la troisième. C'est pour cela que, sur certaines feuilles de Buis, on trouve parfois deux ou trois dépouilles insérées au même point; car, comme je le montrerai plus loin, l'insecte en naissant abandonne son enveloppe nymphale au niveau même de l'orifice qu'il a traversé.

D'après mes observations, faites à Bordeaux, l'éclosion de la Cécidomyie du Buis a lieu dans la première quinzaine d'avril; cette date ne concorde pas avec celle donnée par Laboulbène et d'autres auteurs. Laboulbène dit : « L'éclosion a presque toujours lieu dans les premiers jours du mois de mai. » C'est ainsi qu'il eut des nymphes *et même des larves* en avril 1867 (Paris); M. Fallou recueillit des nymphes et des larves en avril 1868 (Paris), dont l'éclosion n'eut lieu qu'au commencement du mois de mai; Laboulbène, en 1869-70, puis en 1872 et en 1873, eut des éclosions en mai, du 15 mai à la fin du mois, et cela malgré le soin pris à l'avance de placer le Buis à la température ordinaire d'une chambre sans feu. Ces différences dans les dates de l'éclosion proviennent évidemment de ce que mes observations furent faites à Bordeaux, tandis que celles des autres auteurs le furent à Paris; cela semble dû à une différence de climat, une température basse étant susceptible de retarder le développement des larves et des nymphes de la Cécidomyie du Buis.

C'est certainement par erreur que Laboulbène a dit que l'éclosion de la Cécidomyie du Buis n'avait lieu que le matin, bien que quelques lignes plus loin il ajoute : « Je me suis convaincu cette année seulement que la Cécidomyie éclosait pendant la journée, *mais ce fait est exceptionnel.* » (Pour lui

donc c'était bien le matin qu'avait lieu l'éclosion.) Pendant les trois années que j'ai étudié ce petit Diptère, j'ai vu des naissances *à toutes les heures du jour*, depuis le matin jusqu'au soir ; j'ajouterai même que mon heure préférée pour l'étude de ce phénomène, par simple convenance personnelle, était de deux à quatre heures de l'après-midi ; ceci seul suffit à prouver que les éclosions n'ont pas uniquement lieu le matin.

La façon dont éclôt la Cécidomyie du Buis est des plus curieuses, elle mérite d'être contée avec détails. Laboulbène a déjà fait connaître certaines particularités de ce phénomène ; mais sa description est bien incomplète et renferme quelques erreurs, aussi crois-je utile de rapporter ici mes propres observations.

Pour éclore, une nymphe perce au moyen de ses cornes céphaliques le mince diaphragme transparent de la lame inférieure de la cécidie à proximité duquel elle s'est préalablement placée, et, par l'orifice ainsi formé, elle apparaît au dehors. Elle sort la tête la première, et avance progressivement par des sortes de mouvements de reptation se penchant tantôt d'un côté, tantôt de l'autre ; à ces mouvements alternatifs succèdent souvent des mouvements circulaires en entonnoir. Les efforts que fait une nymphe pour traverser son orifice diaphragmatique paraissent très grands et ce travail dure pendant plusieurs heures ; ils ont pour résultat de faire sortir la tête, le thorax et la partie antérieure de l'abdomen (quelques anneaux seulement).

On a alors, sur la feuille, une saillie d'un rouge orangé, teintée de noir à son extrémité libre et effilée inférieurement ; cette dernière partie de l'être est comme embrochée dans la feuille. Lorsque, à ce moment, on examine la nymphe par transparence, on constate que l'extrémité distale de l'abdomen de l'Insecte est encore emprisonnée dans la cavité foliaire. La partie de la nymphe ainsi sortie de la cécidie est tout d'une venue ; elle a l'air d'être emmaillotée comme un enfant, ou, encore mieux, rappelle une momie égyptienne, avec tous ses appendices ramenés sur la partie ventrale du corps. A cette période, l'ensemble de la nymphe est droit, formant comme une petite colonne normale ou légèrement oblique à la surface foliaire.

Lorsque la nymphe a atteint cette situation, elle reste immobile pendant environ une demi-heure à trois quarts d'heure, semblant se reposer des grands efforts qu'elle a faits pour traverser la lame inférieure de la mine. Mais si, pendant ce temps-là, on la touche ou l'inquiète, elle présente aussitôt des mouvements assez vifs, sorte de battements de divers côtés, dans le genre de ceux qui lui ont permis de passer à travers le diaphragme de la feuille.

Après ce long repos, la nymphe présente des périodes d'activité alternant avec des phases d'immobilité durant lesquelles elle semble acquérir des forces nouvelles pour effectuer les futurs efforts à accomplir. La durée des périodes d'activité est variable, elle est ordinairement très courte ; les périodes de repos sont, par contre, bien plus longues. Les mouvements de la nymphe sont alors étendus, brusques, puissants. L'être semble faire de grands efforts ; plusieurs fois de suite, il s'incline dans une direction, puis dans celle opposée, principalement dans le sens dorso-ventral. Dans ces mouvements l'extrémité céphalique arrive parfois à toucher la feuille, tellement leur amplitude est grande.

A la fin d'une de ces périodes d'activité l'enveloppe nymphale éclate près de l'extrémité libre qui correspond, comme je l'ai dit ci-dessus, à la tête de l'animal. Il se produit là une fente longitudinale sur la ligne médiane de la face dorsale du corps et intéressant les régions du thorax et des premiers anneaux abdominaux. Dès que l'enveloppe est fendue, la tête, le thorax et les deux ou trois premiers anneaux de l'abdomen de l'animal, à la suite d'un effort très puissant, sortent brusquement par l'ouverture ainsi faite ; seuls la partie postérieure de l'abdomen et les différents appendices restent encore emprisonnés ; la partie postérieure du corps, suivant le mouvement de sortie de la partie antérieure, chemine d'arrière en avant à l'intérieur de l'enveloppe, de sorte que l'extrémité distale de l'abdomen se trouve dès lors à une certaine distance de l'extrémité de l'enveloppe nymphale. Ce trajet ascensionnel a pour résultat de placer l'extrémité abdominale, primitivement à l'intérieur de la mine, bien au-delà de la surface de la feuille, de sorte que l'animal naissant n'est plus relié à ce dernier organe

que par une portion vide de l'enveloppe. Les appendices, étant encore enfermés dans leur gaine, tirent évidemment sur la partie antérieure du corps ; celle-ci, pour obéir à cette traction, s'incline ventralement vers l'extrémité postérieure et de telle façon que le corps est « obligé », pour suivre ce mouvement, de se courber à peu près à angle droit entre le thorax et l'abdomen ; l'animal est dès lors comme bossu. L'ensemble des pattes, accolées parallèlement l'une à l'autre, forme une bande noirâtre striée sur la face ventrale du sujet naissant.

Une assez longue période d'immobilité fait suite à ce premier acte de libération de la jeune Cécidomyie.

C'est là le cas général. Mais il arrive parfois que l'enveloppe nymphale ne se fend pas, quels que soient les efforts faits par la nymphe ; la naissance ne se produit alors pas et le jeune animal meurt à l'intérieur de son enveloppe comme un jeune poussin peut mourir dans sa coquille.

Les appendices sortent ensuite *successivement* de leur gaine, mais dans un ordre différent suivant le sexe. Pour produire leur sortie, l'animal continue, par périodes, les efforts décrits ci-dessus, auxquels s'ajoutent des mouvements péristaltiques de l'abdomen et des tractions alternatives sur les ailes, les pattes et les antennes. Il est très facile de se rendre compte de ce travail, variable d'intensité avec l'organe considéré et avec le temps.

Examinons d'abord la naissance d'une femelle.

Les appendices, lors de la naissance normale d'une femelle, apparaissent dans l'ordre suivant :

1° Les balanciers ; — aussitôt nés, ces organes se mettent en croix.

2° Les antennes ; — tant qu'elles sont prises dans leurs gaines, les antennes sont animées de frissonnements sans cesse renouvelés ; à les examiner en ce moment, on se convainc rapidement du grand effort qui est nécessaire pour les libérer. Lorsqu'elles sont nées, l'animal les agite encore pendant longtemps, tout en les relevant peu à peu, mais non complètement cependant ; elles restent toujours inclinées au moins à 45°.

3° Les ailes ; — ces deux organes naissent en même temps, ou l'un après l'autre à une demi-minute d'intervalle tout au

plus. Après leur naissance, les ailes sont inclinées, éloignées du corps, très plissées, étroites par conséquent et non étalées comme chez l'insecte. Elles sont immobiles.

4° Les pattes ; — les six pattes ne naissent pas à la fois, mais bien les unes après les autres, dans un ordre indéterminé. Les pattes nées remuent constamment pendant un certain temps, puis elles se replient contre la face ventrale de l'être.

Voici une moyenne des temps employés à la naissance des différents appendices, calculés sur de nombreuses observations :

	Minutes.
Balanciers	3
Antennes	5 à 6
Ailes	6 à 6 1/2
Pattes	9 à 15

Après la naissance des pattes, la courbure thoraco-abdominale, dont il fut question ci-dessus, et qui jusque-là est si accentuée, s'efface peu à peu ; le corps redevient rectiligne, car dès lors rien plus n'exerce de traction sur sa partie antérieure.

L'extrémité distale de l'abdomen reste encore enfermée dans l'enveloppe nymphale ; l'animal est comme piqué verticalement ou un peu obliquement dans la feuille. Les mouvements violents continuent, toujours groupés par périodes séparées par des intervalles de repos.

Au bout d'un certain temps, la jeune Cécidomyie s'incline en avant et ses pattes appuient sur la feuille ; le thorax reste cependant très éloigné de celle-ci, parce que, au début, les pattes, sont rigides, non pliées au niveau des articulations, l'animal se tient comme sur des béquilles. Peu de temps après, l'être plie ses membres, les étend et par les griffes de ceux-ci s'agrippe fortement aux bords mêmes de la feuille. Ainsi fixé, il fait des efforts très puissants pour libérer complètement son abdomen. Lorsque l'être a réussi à rendre libre ce dernier, il est complétement né, aucune partie ne restant plus enfermée dans l'enveloppe nymphale.

Après sa naissance, la jeune Cécidomyie reste quelques secondes en place, à côté du fourreau d'où elle est sortie, jamais plus d'une minute ; là elle agite son abdomen, le plie,

le replie, le courbe en différents sens. Elle commence ensuite à se déplacer sur la feuille où elle a vécu jusque-là ; sa marche est d'abord lourde, peu assurée, hésitante ; les pattes sont plus dressées que chez l'individu né depuis longtemps ; l'être semble las, après quelques pas il s'arrête pour se reposer et reste quelque temps complètement immobile ; il reprend ensuite sa marche, s'arrête de nouveau et repart. Pendant ce temps les ailes se déplient, puis battent, sans que la Cécidomyie s'envole, elle étire également ses pattes. Enfin, le petit être a pris tout l'aspect de l'adulte. Sa marche est dès lors normale. Après avoir parcouru en différents sens la feuille où elle est née, elle passe sur les voisines, *remontant presque toujours vers le sommet de la tige, par suite vers les jeunes feuilles*. Enfin le petit Diptère s'envole.

C'est là le cas le plus fréquent, mais il y a de nombreuses modalités portant surtout sur l'espace parcouru par le petit être ; il arrive assez souvent, en effet, qu'il reste uniquement sur sa feuille, sans passer sur les voisines, aussi le phénomène a-t-il une durée des plus variables. J'ai vu des sujets ne pas rester une demi-minute sur leur feuille avant de s'envoler, tandis que d'autres prenaient leur essor après deux minutes, trois minutes, et même plus.

Lorsqu'elle s'envole, la Cécidomyie, généralement, ne s'éloigne guère, au début, des parages de l'arbuste où elle a pris naissance, elle tourne autour de lui ; d'autres fois, au contraire, elle s'en éloigne de suite. Son vol est d'abord irrégulier, se produisant par saccades, l'être s'élevant et s'abaissant sans cesse. Après avoir voltigé autour du Buis, elle se pose sur quelque rameau de celui-ci ou part au loin.

En naissant, la Cécidomyie laisse sa dépouille nymphale embrochée dans la lame inférieure de la mine, au point même où elle est née, sous la forme d'un étui blanchâtre, informe, ratatiné ; cette dépouille est dressée presque normale à la surface de la feuille. J'ai constaté souvent la présence de deux et même de trois enveloppes au même point ; elles divergent alors l'une de l'autre de bas en haut. Cela est dû à ce que, comme je l'ai dit précédemment, deux ou trois nymphes naissent au même point, le nombre des diaphragmes

étant inférieur à celui des sujets contenus dans la mine.

Chez le mâle tout se passe comme chez la femelle, sauf que l'ordre d'apparition des appendices est différent ; les efforts que fait la bête pour libérer ceux-ci étant semblables à ceux que fait la femelle, je n'ai pas à les décrire de nouveau. Les balanciers apparaissent bien encore les premiers, mais ensuite ce sont les ailes et non les antennes. Laboulbène avait déjà noté ce fait ; quant à moi, je l'ai constaté chez tous les mâles que j'ai observés. Mais, tandis que Laboulbène écrit que les pattes naissent avant les antennes, j'ai toujours vu ces appendices apparaître les derniers, c'est-à-dire après les antennes. Lorsque les ailes sont nées, la tête est encore fortement inclinée en avant, maintenue dans cette position par les antennes retenues dans leurs fourreaux ; le mâle conserve donc l'attitude bossue bien plus longtemps que la femelle.

Le mâle se dégage beaucoup plus difficilement que la femelle, parce que l'armure génitale oppose une difficulté nouvelle ; aussi voit-on assez souvent des mâles nés complètement, sauf leur pince. Pendant longtemps ces mâles font de très vigoureux efforts pour dégager ces appendices abdominaux ; ils y réussissent généralement, mais plusieurs fois j'ai vu des mâles s'envoler en emportant l'enveloppe nymphale enlevée à la feuille. Cet enlèvement est dû aux efforts fait par la bête pour se dégager ; ceux-ci ont été suffisants pour enlever l'enveloppe de la feuille, mais trop faibles pour dégager la pince. Dans ce cas le dégagement de la pince peut être très tardif.

Dans les lignes qui précèdent, j'ai décrit l'ordre d'apparition normal des appendices, qu'il s'agisse du mâle ou de la femelle. Il n'en est pas toujours ainsi.

J'ai vu des cas où les ailes et l'abdomen étaient sortis de l'enveloppe nymphale, tandis que les pattes et les antennes étaient encore emprisonnées ; l'être est alors comme immobilisé, les mouvements de l'abdomen ne portent plus, et lui-même ne peut pas s'agripper avec ses pattes pour se libérer entièrement ; la naissance est dès lors très longue à s'effectuer : demi-heure à trois quarts d'heure et même plus.

D'autres fois, j'ai vu les pattes et les antennes libres, tandis que les ailes et l'abdomen étaient encore emprisonnés.

Enfin, voici un autre cas que j'ai observé assez rarement car je ne l'ai noté que deux fois ; l'animal reste seulement fixé par ses ailes, les pattes, les antennes et l'abdomen étant libres. La naissance est alors très longue à s'effectuer, bien que moins tardive cependant que dans le premier cas.

Il arrive quelquefois que, dans leurs efforts pour traverser la lame inférieure de la cécidie, les nymphes dépassent le but : le corps entier sort par l'orifice déterminé dans le diaphragme et tombe à terre au lieu de rester engagé jusqu'au milieu de l'abdomen. Une fois à terre, ces nymphes ne meurent pas ; elles se dégagent comme celles restées en place, avec plus de difficultés seulement. J'ai plusieurs fois constaté le fait et Laboulbène l'a également signalé en 1873.

VIII

PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DE L'IMAGO

La Cécidomyie du Buis, à l'état d'insecte parfait, vit peu de de temps ; c'est ainsi qu'une année où l'éclosion avait commencé le 14 avril, le 4 mai tous les individus, sans exception, étaient morts et jonchaient le sol. D'après les observations que j'ai faites, je ne crois pas que la vie des femelles dépasse quatre jours au maximum ; les mâles meurent plus vite que les femelles et généralement peu de temps après l'accouplement, ils ne dépassent guère deux jours.

Je n'ai jamais vu la Cécidomyie du Buis prendre de nourriture.

Le vol de la Cécidomyie du Buis est leste et fort gracieux, bien que cependant pas très rapide.

J'ai longtemps étudié les caractères du vol de cette espèce, soit en mon laboratoire, soit en plein air ; ce sont les résultats de ces observations que je me propose de rapporter ici.

Généralement, pendant son vol, la Cécidomyie s'éloigne peu d'un pied de Buis, soit de celui où elle a vécu à l'état larvaire,

soit d'un autre auprès duquel le hasard d'une de ses envolées l'a conduite. Elle tourne autour de l'arbuste, à une très petite distance de celui-ci ; elle va, vient, recommence parfois en sens inverse le chemin déjà parcouru ; elle s'élève et s'abaisse, s'approche ou s'éloigne ; souvent aussi elle quitte le pourtour de l'arbuste pour s'engager à son intérieur, entre les branches, où elle voltige sans encombre, évitant habilement les obstacles que forment les rameaux et ne heurtant jamais ceux-ci. Il lui arrive parfois de se poser sur une feuille et d'interrompre ainsi son vol ; elle marche alors un instant sur cet appui, peut même passer sur les feuilles voisines ou sur d'autres rameaux ; enfin elle s'envole de nouveau et recommence sa promenade aérienne avec les mêmes caractères que précédemment.

Ces petits Diptères sont toujours en très grand nombre dans les parages d'un même pied de Buis. Ils forment autour de celui-ci un véritable essaim, comparable à ceux que constituent, le soir, les multiples « moucherons » que l'on voit tournoyer dans les airs. Mais il n'y a ici aucune poursuite, le jeu est solitaire ; ces Cécidomyies se comportent comme des personnes sur une promenade où chacun marche dans la direction qui lui plaît, sans s'occuper du voisin, seulement gêné par les obstacles qu'il rencontre et qu'il contourne aussitôt.

Mais, bien que cela soit la règle, tous les individus ne restent pas constamment dans le voisinage immédiat de la plante ; certains, au caractère plus vagabond, entreprennent de véritables voyages au long cours. Dans mon laboratoire, par conséquent à l'abri des courants d'air auxquels il est par suite impossible d'accorder la moindre influence, j'ai vu certains sujets monter jusqu'au plafond de la pièce et d'autres s'éloigner dans les salles voisines de celle où était l'arbuste en observation. Je possède cinq pièces, l'une à la suite de l'autre ; la plante en expérience était dans la première, j'ai trouvé des Cécidomyies dans la cinquième, c'est-à-dire à plus de quinze mètres de distance ; j'en ai rencontré jusque dans les couloirs, où elles étaient comme égarées, c'est-à-dire à une distance bien plus grande encore. En plein air, dans le Jardin Public de la Ville de Bordeaux, j'ai trouvé des Cécidomyies du Buis, voltigeant ou posées, à plus de deux cents mètres de tout pied de Buis ;

j'en ai rencontré aussi à la hauteur d'un premier étage.

Le *Monarthropalpus buxi* peut voler fort longtemps ; j'en ai vu qui, sans se poser, parcouraient d'énormes espaces, non en ligne droite, mais en décrivant des courbes nombreuses ; dans mon laboratoire un individu a volé pendant onze minutes sans aucun repos ; j'ai suivi le vol d'un autre pendant treize minutes et je perdis sa trace avant qu'il se posât. Cela montre indiscutablement la puissance considérable du vol de ces êtres minuscules.

Pendant le vol, le corps de la Cécidomyie du Buis est oblique : il est incliné d'environ 45° sur l'horizon. Les balanciers sont en croix et les ailes battent avec rapidité. Les antennes ont la même direction, par rapport au corps, que lorsque l'être est au repos ou en marche, c'est-à-dire qu'elles sont dirigées en avant, formant avec le plan latéral du sujet un angle d'environ 45° ; par suite de l'inclinaison du corps, les antennes sont donc alors presque verticales. Quant aux pattes, elles prennent toujours une direction bien déterminée pour chacune d'elles ; toutes d'ailleurs sont allongées, en ligne droite, ou à peu près, et les deux d'une même paire sont toujours symétriquement placées. Les pattes antérieures vont directement en avant, vers les antennes, et même quelquefois dépassent celles-ci dorsalement. Les pattes postérieures sont dirigées en arrière ; étant plus longues que le corps, elles dépassent celui-ci ; vers leurs extrémités, elles sont légèrement recourbées dorsalement, de sorte que les tarses s'élèvent souvent au-dessus du dos. Les pattes moyennes sont dans un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps et placées dans la position normale de la marche.

Lorsque la Cécidomyie du Buis se pose, elle appuie d'abord ses pattes moyennes, cela s'explique fort bien. D'après la direction des appendices et d'après aussi l'inclinaison du corps, les pattes moyennes sont, en effet, les seuls membres dirigés en avant, ce sont donc elles qui heurtent les premières le support sur lequel veut se poser l'animal. Les pattes antérieures appuient ensuite et, en dernier lieu, les pattes postérieures. Lorsque toutes les pattes sont en contact avec le support, l'être replie

ses ailes; d'après mes observations, cela peut s'effectuer de deux façons différentes. Les deux ailes se replient à la fois ou successivement, en deux temps bien marqués, l'une d'abord, l'autre ensuite. Le premier mode m'a paru être le plus commun.

C'est là la façon la plus courante suivant laquelle la Cécidomyie du Buis se pose, mais ce n'est pas la seule, car elle présente de nombreuses variantes. Je ne décrirai pas ces diverses modalités, car elles me semblent ne pas avoir une bien grande importance.

La Cécidomyie que j'étudie dans ce travail s'arrête normalement sur le Buis, soit pour s'y reposer, soit plus communément encore pour y pondre; c'est là, en somme, le lieu où elle se trouve le plus souvent lorsqu'elle ne vole pas, mais ce n'est pas seulement là où elle s'appuie en dehors de ses courses aériennes. J'ai souvent vu, en effet, ces êtres se poser sur des corps étrangers bien divers : en plein air, particulièrement dans les jardins publics de la Ville de Bordeaux, j'en ai trouvé sur des plantes de différentes espèces, sur des murs, des pieux, etc.; dans mon laboratoire, j'en ai rencontré sur mes meubles, sur les parois des salles, contre les vitres des fenêtres; très communément aussi ils se fixaient aux plafonds, plus rarement à terre, sur mon bureau ou mes tables.

Sus ces divers appuis, la Cécidomyie du Buis reste immobile, en repos, ou bien elle marche. Examinons successivement ces deux états.

Au repos, le *Monarthropalpus buxi* appuie sur ses six pattes; les cuisses sont horizontales et le reste du membre est à peu près vertical; l'extrémité cependant forme une courbe dont la convexité est en contact avec le plan sur lequel se trouve l'animal. Les pattes antérieures sont dirigées en avant; les postérieures en arrière; les moyennes sont dans un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps, par conséquent transversales. Les pattes d'une même paire sont ordinairement symétriquement disposées.

Les antennes sont dirigées en avant, et jamais en arrière au-dessus du corps, quoi qu'il ait été dit; elles sont contenues

dans un plan légèrement oblique, et non horizontal, et leurs extrémités sont légèrement courbées vers le sol.

Les ailes sont horizontales, l'une couvrant l'autre, indistinctement, mais je crois avoir constaté que chez le même animal c'est toujours la même aile qui est inférieure et l'autre constamment supérieure. Les balanciers sont horizontaux et transversaux

C'est là, semble-t-il, la position de repos favorite de la Cécidomyie du Buis ; mais il en existe bien d'autres, plus rares il est vrai, et qui ne sont en somme que des variantes de celle-ci. C'est ainsi que j'ai vu un sujet reposer seulement sur cinq pattes, la sixième étant distante du sol, et cela pendant fort longtemps ; un e autre fois, j'ai remarqué un individu avec les deux pattes postérieures relevées, etc.

Cette Cécidomyie reste fort longtemps immobile dans une de ces positions, sans remuer même aucun appendice. Après un de ces grands repos, si elle ne s'envole pas, elle se déplace un peu, fait quelques pas, puis reprend son immobilité. D'autres fois, ses mouvements ont encore moins d'envergure; elle se borne, par exemple, à lever une patte et la reposer, pour en lever une autre qu'elle repose à son tour. On peut noter aussi des flexions latérales de l'abdomen, mais cela est peu commun : les flexions dorso-ventrales, à l'instar de celles que fait la femelle pour pondre, sont de beaucoup plus fréquentes. L'observation suivante pourra donner une idée du temps qu'un sujet de cette espèce peut conserver une immobilité quasi-absolue : j'ai vu une femelle rester en place, sur une feuille, complètement immobile, penda nttrois quarts d'heure ; toutes les dix minutes ou tous les quarts d'heure au plus, elle se bornait à recourber son abdomen cinq ou six fois vers la surface foliaire, puis elle reprenait son immobilité.

Lorsqu'elle marche, la Cécidomyie du Buis maintient ses ailes comme au repos, c'est-à-dire l'une sur l'autre et dans un plan à peu près horizontal. Les balanciers sont en croix avec le corps. Les antennes sont toujours dirigées en avant, elles divergent l'une de l'autre, sont un peu obliques, et leurs pointes sont légèrement recourbées vers le sol. Les pattes ont une posi-

tion rappelant celle de ces organes au repos, c'est-à-dire que la cuisse est horizontale tandis que le reste du membre est légèrement oblique par rapport au plan sur lequel se trouve la bête, l'extrémité de la patte est un peu recourbée en dehors sur ce plan. L'abdomen est horizontal.

Pendant la marche, l'animal reste toujours très élevé sur ses membres, comme à l'état de repos. Il meut, alternativement, ses pattes antérieures de bas en haut et de haut en bas, les levant toujours très haut, d'une allure rapide et saccadée. Les autres membres se meuvent dans un plan parallèle au support ; les postérieurs sont moins agiles que les autres. Les ailes, les antennes et les balanciers sont immobiles ; le corps n'a pas de mouvements de latéralité, mais l'abdomen plonge de la pointe chaque fois que les pattes postérieures avancent.

La marche est lente comparativement à celle de la plupart des autres Diptères ; comme on dit vulgairement, dans la conversation familière, la Cécidomyie du Buis « prend son temps ». Après avoir marché un certain moment, elle s'arrête, comme pour prendre du repos, puis repart.

Sur une surface plane, verticale, un carreau de vitre par exemple, la Cécidomyie du Buis marche avec plus de difficulté que les autres Diptères ; après avoir parcouru une certaine distance, elle tombe généralement, mais avec courage elle reprend son ascension et cela souvent pendant des heures entières, au point de lasser l'observateur.

Sur le Buis, elle grimpe le long des branches, passe de feuille en feuille ; mais là, comme sur les plans verticaux (vitres, etc.), elle suit presque toujours une marche ascensionnelle ; je n'en ai guère vu, en effet, marcher sur les vitres ou les rameaux d'un pied de Buis la tête en bas, se dirigeant vers le sol. Sur les arbustes, elle se porte toujours vers la cime des rameaux, vers les jeunes feuilles, comme si une attraction particulière l'attirait vers ces régions ; c'est là seulement, en effet, où elle pond. Il semble qu'elle ait conservé cette manière de faire lorsqu'elle marche sur une surface plane quelconque.

Quand un de ces êtres tombe à terre sur le dos, les pattes en l'air par conséquent, il ne se remet sur pied qu'après de nombreux et très pénibles efforts.

L'accouplement a lieu à la manière des chiens, suivant une expression de Laboulbène qui l'a fort bien observé, c'est-à-dire que le mâle et la femelle sont placés sur la même ligne, en sens inverse.

La ponte s'effectue toujours là où se développera la larve et s'effectuera la nymphose, c'est-à-dire que par la suite il n'y aura aucune migration.

La femelle recherche les jeunes feuilles pour pondre, celles qui terminent les rameaux, et la face inférieure de celles-ci. La raison qui semble déterminer cette manière de faire est qu'au niveau de la région choisie les tissus sont beaucoup plus tendres qu'ailleurs, et par suite bien plus faciles à entamer que tout autre part ; la tarière n'est certainement pas assez résistante pour percer les vieilles feuilles, pas plus d'ailleurs que la face supérieure de ces organes. Ce qui le montre bien, ce sont les efforts infructueux que font les femelles qui tentent de pondre sur ces parties.

Toutes les femelles de Cécidomyies ne percent pas les tissus pour pondre, mais ici, en ce qui concerne le *Monarthropalpus buxi*, avec Laboulbène, j'affirme le fait. Du reste, il suffit pour s'en convaincre d'observer une femelle pendant qu'elle pond et d'examiner la feuille après le départ de l'insecte : on voit alors facilement un petit point sombre là où a eu lieu la piqûre ; à ce niveau les tissus sont « mâchés », tout comme si l'on y avait exercé une pression légère avec une pointe d'acier ou de platine excessivement fine ; on peut encore observer la feuille par transparence, au microscope : on voit l'œuf inclus au sein même des tissus végétaux (Pl. II, fig. 9).

Au moment où une femelle va commencer à pondre, elle se pose sur un rameau de Buis et marche de feuille en feuille, en remontant vers l'extrémité de la branche ; à la rencontre des organes foliaires de dernière génération. Elle chemine en tous sens sur les feuilles, comme si elle cherchait un lieu qui lui convienne plus spécialement ; elle s'arrête, repart et peut recommencer plusieurs fois ce même manège. Il lui arrive souvent, dans ces arrêts, de recourber à plusieurs reprises son abdomen vers la surface de la feuille qui la porte, mais sans

pour cela émettre un œuf; ce phénomène m'a paru se présenter particulièrement chez les femelles n'ayant pas encore pondu.

Si par hasard, mais cela est rare, la femelle choisit une feuille ancienne, de l'année précédente, elle essaye bien de percer les tissus de celle-ci, mais devant ses efforts infructueux elle abandonne le travail et recherche une place nouvelle. Elle agit de même si elle a choisi la face dorsale d'une jeune feuille, cas plus fréquent que le précédent.

Dès qu'elle a trouvé un endroit convenable, la femelle s'arrête et devient immobile; elle s'arc-boute sur ses pattes et s'assujettit fortement en s'agrippant le plus souvent avec ses griffes aux bords mêmes de la feuille; elle recourbe ensuite son abdomen vers la surface foliaire, et met l'extrémité de celui-ci en contact avec cette surface. L'abdomen a une direction normale à la face inférieure de la feuille, tandis que le thorax lui est parallèle, ce qui permet aux membres de mieux reposer sur leur appui. Des six pattes, les quatre antérieures sont dirigées en avant, les deux autres en arrière; ces dernières sont un peu plus obliques que les premières. Lorsque la femelle est bien solidement en place, elle imprime à son abdomen des mouvements spéciaux qui ont pour but de percer la feuille; en ce moment l'oviducte est complètement dévaginé et sa pointe appuie sur la surface foliaire. C'est autour de cette pointe qu'ont lieu les mouvements que je vais décrire et qui témoignent des grands efforts que fait le sujet pour transpercer les tissus. L'abdomen s'incline dans tous les sens, alternativement à droite, à gauche, en avant, en arrière; d'autres fois ce sont des mouvements circulaires, en cône, le sommet du cône étant au point où la tarière pique la feuille. Quelquefois le sujet bat des ailes, mais cela est rare. Fatiguée, de temps à autre la femelle s'arrête, se repose, et, au bout d'un moment, recommence son travail; ces périodes d'activité et d'immobilité peuvent se succéder plusieurs fois de suite.

Enfin, la face inférieure de la feuille est percée, l'extrémité de l'oviducte est dans le tissu foliaire. L'animal s'arrête, devient immobile, semble se recueillir. Cette période précède immédiatement l'émission de l'œuf. Lorsque celui-ci va être expulsé, l'abdomen présente des mouvements péristaltiques, puis la

base de l'oviducte se renfle, l'œuf sort du corps et pénètre à l'intérieur du parenchyme foliaire. Une femelle n'émet qu'un seul œuf à la fois.

Aussitôt l'œuf pondu, la femelle ne s'arc-boute plus sur ses pattes ; elle prend une position normale, l'abdomen restant cependant encore embroché dans la feuille. Enfin, par un effort brusque et puissant, elle dégage celui-ci. La ponte est terminée ; d'après mes observations cette opération dure de quatre à neuf minutes, ce sont là des chiffres relevés sur de très nombreuses femelles ; Laboulbène indique douze à quatorze minutes, à mon avis ce sont là des nombres de beaucoup exagérés.

Une fois libre, la Cécidomyie marche un peu, étend ses ailes et ses pattes, repique la même feuille à un endroit voisin, mais toujours distinct du premier ; ou bien elle change de feuille pour opérer une nouvelle ponte ; d'autres fois elle passe sur un autre rameau ; il arrive aussi qu'elle s'envole et va se poser plus ou moins loin sur le même pied ou parfois même sur un arbuste voisin. Le temps qui s'écoule entre deux pontes varie d'une demi-minute à deux minutes.

Comme je l'ai dit ci-dessus, la piqûre se traduit sur la feuille par un petit point rond, plus foncé que le fond vert de la feuille.

IX

ÉTUDE DU VÉGÉTAL PARASITÉ PAR LA CÉCIDOMYIE DU BUIS

La Cécidomyie du Buis, comme son nom l'indique, est parasite du Buis. A l'état de larve et de nymphe, elle vit à l'intérieur des feuilles de cet arbuste où elle détermine la formation de galles ; les sujets ailés sont libres et voltigent autour du végétal.

C'est principalement sur le *Buxus sempervirens*, L. qu'on trouve la Cécidomyie du Buis ; mais on peut aussi la rencontrer sur quelques autres espèces de *Buxus*. Il y a une douzaine d'années

environ, M. Decaux avait déjà fait cette constatation; dans la séance du 28 avril 1890, à la Société entomologique de France, cet auteur a présenté « quelques rameaux de *Buxus sempervirens* et *autres variétés* cultivées comme plantes d'ornement » attaqués par le Diptère dont il est ici question. Depuis, j'ai eu plusieurs fois l'occasion de faire la même observation.

C'est ainsi qu'en 1910 et 1911 j'ai constaté à Bordeaux la présence de quelques cécidies dues au *Monarthropalpus buxi* sur les feuilles du Buis mahon (*Buxus balcariaca*); en 1912 l'attaque m'a semblé un peu plus intense que les années précédentes. Les galles étaient bien venues et tout aussi belles que sur le *Buxus sempervirens*; les larves qu'elles renfermaient étaient tout aussi vivaces. Le Buis de montagne (*Buxus variegata*), le Buis argenté (*Buxus variegata argentea*) et le Buis à pointes dorées (*Buxus variegata aurea*) m'ont paru être très légèrement atteints, un peu plus cependant que le Buis mahon. Quant au *Buxus latifolia*, il m'a toujours paru être indemne.

Malgré ces constatations, il n'en est pas moins incontestable qu'il y a une spécialisation bien marquée du *Monarthropalpus buxi* pour le *Buxus sempervirens*. Cette spécialisation d'une Cécidomyie pour une plante est une règle à peu près générale en cécidologie. Mais, d'autre part, l'exception que j'ai citée ci-dessus (attaque des *Buxus balcariaca*, *variegata*, *variegata argentea* et *variegata aurea*) n'est pas unique et des faits semblables ont été déjà signalés pour quelques autres espèces. L'abbé Kieffer, en effet, cite entre autres observations que « les cécidies de *Macrodiplosis volvens* Kieff. et *Macrodiplosis dryobia* Fr. Lw. se trouvent en abondance, aux environs de Bitche, sur les feuilles de *Quercus pedunculata* et de *Quercus sessiflora* et qu'il n'a jamais pu découvrir un seul exemplaire sur *Quercus rubra* bien que cette espèce de chêne soit mêlée aux deux autres ».

Les cécidies de la Cécidomyie du Buis ne se développent que sur les feuilles : aussi ces organes seuls sont-ils atteints. Cela est en concordance directe avec la remarque bien connue que les galles d'une espèce déterminée se forment toujours uniquement sur les mêmes parties du végétal. La galle du *Monarthropalpus*

buxi se constitue à l'intérieur du parenchyme foliaire, c'est une galle parenchymateuse.

Ici, comme partout, la condition essentielle pour qu'il y ait formation gallaire est que les tissus végétaux qui seront le siège de ces productions soient encore susceptibles de croissance ; c'est là le principe de la constitution des cécidies découvert par Malpighi dès 1679 (1). C'est pour cela que, sur le Buis, les feuilles les plus jeunes, celles du sommet des rameaux, seules, se gallisent. Ce sont elles qui sont les plus tendres, et elles n'ont pas encore terminé leur croissance au moment de la ponte; à cette époque-là, elles sont encore petites, de dimensions bien inférieures à celles de l'année précédente. Quant aux vieilles feuilles, elles ne produisent pas de galles lorsqu'elles sont piquées.

Outre que l'instinct de la propagation porte la Cécidomyie du Buis à pondre sur les jeunes feuilles, certaines circonstances semblent aussi favoriser tout spécialement cette manière de faire. Par exemple, une des causes qui facilitent la Cécidomyie à se poser sur les jeunes pousses, c'est que, dans le Buis, les rameaux de nouvelle formation sont très nombreux et constituent comme une houppe très évasée, étalée vers l'extérieur; ce sont ces jeunes pousses que l'insecte rencontre forcément les premières dans son vol, quand il s'approche de l'arbrisseau, ce sont elles qu'il lui est le plus facile d'atteindre.

A Bordeaux, en ce moment, la Cécidomyie du Buis est fort répandue ; elle y constitue une véritable épidémie qui sévit avec une très grande intensité. J'ai trouvé des Buis parasités un peu partout, dans les jardins privés comme dans les jardins municipaux, à la campagne comme à la ville. Mais, pour donner une idée plus exacte des dégâts commis par ce petit animal, je tiens à fournir ici quelques exemples pris dans les plantations de la Ville de Bordeaux; cela, mieux que tout ce que je pourrais écrire, montrera l'importance de cette invasion.

Dans le jardin de l'École des Beaux-Arts, tous les Buis, sans exception, sont atteints; sur vingt-cinq pieds, j'en ai trouvé

(1) Malpighi, De gallis, 1679.

vingt-cinq de malades, et sur ces vingt-cinq, six sont presque morts; au printemps dernier, lorsque je les observais, ils ne possédaient plus que quelques feuilles à l'extrémité des branches, celles-ci étant dénudées sur tout le reste de leur longueur. — Dans le square de l'église Saint-Michel, j'en ai compté huit sur douze et, aux dires des jardiniers, la « maladie » ne faisait qu'apparaître ; il est vrai que ces pieds sont loin d'être aussi atteints que ceux de l'École des Beaux-Arts. — Au Jardin Public presque tous les pieds de *Buxus sempervirens* sont atteints, bien peu échappent à la contagion. — Il en est de même au jardin du domaine de Carreire, etc., etc.

Ce n'est pas seulement à Bordeaux que la Cécidomyie du Buis commet ses ravages, mais nombreuses sont les régions où elle pullule ; il en est même où ses méfaits constituent un véritable désastre. J'ai reçu une lettre d'un propriétaire des environs de Saint-Jean-d'Angély (Charente-Inférieure), et que je choisis entre bien d'autres, dans laquelle cette personne se plaint amèrement des dégâts que ce Diptère occasionne à ses Buis ; il dit que tous ses arbustes sont réduits à l'état de squelette et qu'il est sur le point de les arracher si rien n'est capable d'enrayer la marche de ce qu'il appelle « un fléau ».

J'ajouterai qu'il semble que le mal n'ai fait qu'empirer depuis le jour où Laboulbène étudia la Cécidomyie du Buis. Ci-dessus, j'ai montré que les cécidies paraissent renfermer aujourd'hui beaucoup plus de larves qu'à l'époque où cet auteur s'occupait de cet Insecte et j'ai donné des nombres à l'appui de cette assertion (voir page 303). Ici j'ajouterai seulement qu'on rencontre actuellement la Cécidomyie du Buis dans des régions où autrefois elle ne paraissait pas exister.

Il me reste à examiner maintenant la façon dont se comporte le végétal pendant un cycle vital de la Cécidomyie et quelle est, pour lui, la conséquence du parasitisme.

Un pied de Buis, parasité par la Cécidomyie, prend un aspect spécial, facilement reconnaissable, même à distance, pour un œil exercé. Cet aspect est variable avec le temps, autrement dit, il change à mesure que le parasite avance en âge. C'est ainsi qu'un de ces arbustes envahi par la Cécidomyie sera bien

différent suivant qu'on l'examinera en mai ou en juillet.

Après l'éclosion, en mai-juin, toutes les vieilles feuilles parasitées sont plus ou moins détériorées, décolorées, fanées ; le plus souvent leur face inférieure, qui constitue la lame inférieure de la cécidie, a éclaté, elle est déchiquetée, recroquevillée. Cette feuille en mauvais état se dessèche assez rapidement sous l'action de la température estivale commençante et sous celle des rayons solaires ; elle se fane complètement, se détache et tombe à terre. Aussi l'arbuste se dépouille-t-il à peu près entièrement, car bien rares sont les feuilles qui n'ont pas logé de larves.

Le Buis présente alors des branches dénudées, noirâtres, avec de-ci de-là quelques feuilles isolées, rigides, coriaces, d'un vert foncé : ce sont les feuilles d'un an qui ont échappé, comme par miracle, à la contagion. Les rameaux, à leurs extrémités, se terminent par un grêle bouquet de petites feuilles, d'un vert clair très vif, bien différent du vert des feuilles anciennes ; ce sont là des organes de nouvelle venue, éclos depuis peu de jours, mais qui déjà ont reçu la visite des femelles récemment nées et qui par suite renferment les œufs du cycle vital prochain. Tel est l'état de notre arbuste, il est minable ; notre Buis semble un véritable squelette.

Les nouvelles feuilles grandissent bien par la suite, les nouvelles pousses s'allongent ; mais, dans son ensemble, l'arbuste n'en conserve pas moins un aspect maladif. A mesure qu'elles se développent, les jeunes feuilles, en effet, se décolorent, jaunissent sous l'influence des cécidies qui se forment ; elles n'ont plus cette belle couleur verte si caractéristique. De plus, la plante s'accroît moins que celles qui sont saines, ses feuilles restent un peu plus petites qu'à l'ordinaire et d'autant plus que le Buis est malade depuis plus de temps, le bas des tiges reste dénudé. Tout cet ensemble contribue à donner au sujet un aspect désolé, aspect qui contraste énormément avec celui si riant des Buis en bonne santé, arbrisseaux feuillus par excellence (pl. III, fig. 4).

Cet état ne fait que s'accentuer pendant l'automne et l'hiver suivants. Non seulement les feuilles parasitées sont dès lors complètement décolorées (elles sont jaunes avec des taches

brunâtres, c'est à peine si la pointe et quelques parcelles ont conservé leur couleur verte naturelle), mais encore certaines d'entre elles se détachent des rameaux et tombent. L'arbuste commence donc à se dépouiller en partie, bien avant même la naissance des insectes. Si, de ces feuilles qui tombent avant l'heure, quelques-unes le font sans cause bien apparente et restent entières, d'autres, au contraire, avant de se détacher, se craquellent par éclatement de la lame inférieure de la cécidie ; les portions de l'organe ainsi déchiquetées se recroquevillent, brunissent, se racornissent et contribuent encore à enlaidir davantage l'arbuste. Dans un cas, comme dans l'autre, les larves ou nymphes de ces feuilles sont vouées à une mort certaine.

Dans les lignes qui précèdent, j'ai surtout envisagé un arbuste malade depuis déjà quelque temps ; l'invasion n'est, en effet, jamais foudroyante. Un sujet nouvellement atteint est toujours bien moins rabougri qu'un pied parasité depuis deux ou trois ans ; mais à mesure que la maladie progresse, d'années en années, il prend un aspect de plus en plus désolé.

En résumé donc, quelle que soit l'époque de l'année où l'on examine un pied de Buis parasité par le *Monarthropalpus buxi*, il est toujours inesthétique ; il dépare plutôt un jardin qu'il ne l'orne, allant ainsi à l'encontre du service qu'on attend de lui. Mais, conséquence bien plus grave encore, lorsque, au bout de quelques années, la plante est surmenée, usée par le parasitisme, elle meurt ; d'où une perte pour le propriétaire. J'ai enregistré la mort de plusieurs pieds de Buis, due à la Cécidomyie, par exemple dans le jardin de l'École des Beaux-Arts de Bordeaux.

Les feuilles de Buis qui renferment des larves ou des nymphes de *Monarthropalpus buxi* ne sont ni repliées ni enroulées ; elles conservent leur forme ordinaire, leur aspect seul étant modifié par la présence de la cécidie. Une feuille peut renfermer plusieurs larves ou nymphes, ce qui provient de ce qu'une femelle peut pondre plusieurs œufs sur la même feuille, ou que des femelles différentes viennent sur des feuilles déjà visitées par d'autres individus.

Une galle de la Cécidomyie du Buis est une cavité creusée à l'intérieur du parenchyme foliaire, entre les tissus lacuneux et palissadique. Elle est de dimensions et d'aspect variables avec l'âge et diverses circonstances.

Au niveau d'une cécidie, les deux faces de la feuille sont modifiées; ellessont boursouflées, comme gaufrées, et présentent une couleur particulière jaunâtre ou jaune rougeâtre qui tranche fortement sur le vert foncé des parties non malades de la feuille, celles-ci conservant leur aspect ordinaire; en outre, sur la face inférieure, vers la fin de la vie larvaire, se trouvent de petits disques grisâtres, que j'ai dénommés *diaphragmes*, d'aspect membraneux et brillant. La forme de la galle est éminemment variable; elle peut être arrondie, ovalaire, étranglée en son milieu, dentelée sur ses bords, etc.; aucune règle ne semble déterminer cette forme. A maturité, on peut trouver sur les feuilles une ou plusieurs cécidies (deux ou trois au plus); lorsqu'il n'y en a qu'une seule, celle-ci peut être très petite ou, au contraire, occuper tout l'organe foliaire ou peu s'en faut, dans ce dernier cas, il y a eu confluence de deux ou plusieurs mines primitives; lorsqu'il y en a deux ou trois, ces formations ne sont généralement pas très étendues et elles sont placées en des points divers de la feuille, elles étaient alors trop distantes, à l'origine, et pas assez nombreuses pour confluer.

Dans le chapitre de la physiologie de la larve, j'ai suffisamment insisté sur le mécanisme de la confluence des mines pour n'avoir pas à y revenir ici. Je me bornerai donc à résumer succinctement le phénomène.

Une feuille de Buis peut renfermer plusieurs œufs; autant d'œufs qu'elle a été de fois choisie par les femelles pour recevoir leur ponte. Tous ces œufs sont pondus à une certaine distance les uns des autres et toujours séparés de leurs voisins par du parenchyme foliaire; lorsque les larves sont jeunes, chacune d'elles habite donc isolément dans une mine de dimensions restreintes. A mesure que les larves grandissent, les dimensions de leurs demeures s'accroissent; c'est ainsi que les mines d'une feuille entrent en contact et finissent par communiquer : il y a confluence. Le phénomène s'étend de proche en proche et toutes

les mines d'une feuille peuvent ainsi se résoudre en une seule galle. La conséquence directe de ce fait est que si à l'origine chaque cécidie ne renferme qu'une larve, lors de la maturité chaque mine peut en contenir plusieurs : le nombre des larves d'une galle définitive est au plus égal au nombre des mines qui ont conflué. En outre, il est à remarquer que les œufs ont été pondus à des époques variables s'échelonnant sur deux ou trois semaines, de sorte que les individus qui en sont issus ne sont pas tous du même âge. La conséquence de ce fait est qu'une mine peut renfermer des larves ou des nymphes à différents états de développement, et même, à la fois, des larves et des nymphes, comme je l'ai déjà dit ci-dessus.

A l'intérieur, la galle forme une cavité peu élevée à pourtour irrégulier, anfractueux. On n'y trouve jamais ni enveloppes larvaires, témoins de mues antérieures, ni débris de quelque nature que ce soit, si ce n'est, dans certaines anfractuosités, une matière jaunâtre pulvérulente, en très petite quantité, et sur la nature de laquelle j'ai précédemment émis une opinion. Dans quelques cas particuliers une mine peut renfermer des cadavres de larves ou de nymphes.

Il est intéressant de suivre pas à pas le développement des mines, depuis le moment de la ponte jusqu'à celui de l'éclosion. C'est ce que je vais faire ci-dessous.

La ponte, d'une manière générale, a lieu du commencement d'avril au milieu de mai ; ce sont là les points les plus extrêmes où il m'a été donné de l'observer. Ce sont aussi ceux que je pourrais adopter dans cet exposé ; mais, pour mieux fixer les idées, je prendrai comme type de ma description une année où la ponte s'est échelonnée du 13 avril au 6 mai. J'ajouterai que j'ai pris pour base de cette étude les observations que j'ai faites moi-même à Bordeaux.

Au début, on ne distingue sur la face inférieure de la feuille que des points arrondis, fort petits, correspondant à l'endroit où la femelle a piqué la feuille ; ces points sont en même nombre que les pontes qui ont été effectuées. Rien n'est encore visible sur la face supérieure de l'organe foliaire. Ces petits points se traduisent sous la forme d'une minuscule tache un

peu plus foncée que le reste de la surface et semblable à celle que l'on obtiendrait en piquant les tissus avec une fine aiguille d'acier ou de platine. Pendant un mois environ après la ponte aucun changement n'est à signaler ; dans le cas choisi, cet état persiste donc jusqu'à la fin du mois de mai.

Durant la première semaine du mois de juin, on constate une légère augmentation des dimensions des taches ; celles-ci ne sont encore perceptibles que sur la face inférieure de la feuille, rien n'est apparent sur la face supérieure. L'aspect des petites taches, sauf leurs dimensions plus grandes, est toujours le même : ni boursouflement, ni changement de couleur.

Pendant la deuxième semaine de juin, on ne distingue encore rien sur la face supérieure de la feuille, si ce n'est, dans quelques cas seulement, un petit point jaune clair correspondant à la région où se développe la cécidie. Sur la face inférieure, au contraire, on remarque des modifications assez importantes comparativement à ce qui existait pendant la semaine précédente. Les taches se sont beaucoup agrandies, mais elles restent encore distinctes les unes des autres ; elles ne dépassent pas trois quarts de millimètre dans leur plus grande longueur. Elles ont généralement une forme arrondie, bien que l'on en trouve quelques-unes d'allongées ; leur pourtour est complètement irrégulier. La feuille, à leur niveau, commence déjà à présenter un changement de ton, ce n'est donc plus un point foncé, comme précédemment ; la tache acquiert, en effet, une couleur vert jaunâtre clair qui tranche assez bien sur le vert foncé de la feuille ; avec une loupe, au centre de chaque tache, on discerne fort bien un petit point sombre, celui-ci correspond à la piqûre faite par la femelle lors de la ponte. Il est aussi à noter que, sur la face inférieure de la feuille, la tache commence à présenter une légère saillie par suite du soulèvement du tissu foliaire ; cela indique qu'il se produit une cavité interne. La cécidie est dès lors constituée. La délamination de la feuille n'empêche nullement la croissance de celle-ci ; elle débute de bonne heure, à une époque où la feuille est loin d'avoir encore atteint ses dimensions définitives, et l'organe n'en continue pas moins à grandir.

Pendant la troisième semaine de juin, les cécidies s'étendent

beaucoup ; certaines atteignent déjà le bord de la feuille ; la confluence commence mais n'est pas générale (pl. III, fig. 1).

A la fin du mois de juin, les cécidies ont atteint des dimensions encore plus grandes et la confluence devient la règle ; aussi la feuille est-elle, dès ce moment, presque complètement envahie par ces formations. Les portions de l'organe correspondant à une cécidie se boursouflent de plus en plus, aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure ; en même temps elles se décolorent, prenant une teinte jaune ou jaune rougeâtre de plus en plus accentuée (pl. III, fig. 3 et 6).

Ce processus continue avec les mêmes caractères pendant les mois suivants, mais d'une façon plus lente, de sorte que les différences entre deux époques quelconques sont dès lors, en général, peu sensibles.

En septembre et octobre (pl. III, fig. 5 et 7) l'aspect d'une feuille est le suivant. De part et d'autre de la nervure principale, la feuille est boursouflée ; ce boursouflement est constitué par un soulèvement du parenchyme foliaire et correspond à plusieurs mines réunies par confluence. Bien souvent les deux cécidies ainsi formées communiquent l'une avec l'autre ; il n'y a alors qu'une seule galle. Il est aussi des cas où, d'un même côté de la feuille, on trouve deux ou même trois cécidies distinctes, par exemple une à la pointe, l'autre à la base. Cela se produit surtout lorsque le nombre des pontes est restreint et que, par suite de la distance qui les sépare les galles n'ont pas pu confluer. Il arrive aussi que deux mines communiquent par un mince couloir, on voit alors deux gonflements, de dimensions différentes, unis l'un à l'autre par une portion mince et étroite. Le soulèvement des tissus est visible sur les deux faces de la feuille, mais il est toujours moins accentué sur la face supérieure. La cécidie a une couleur jaunâtre ; tandis que le reste de la feuille, non encore atteint, est vert comme à l'ordinaire. Autour de la partie surélevée et jaunie, est une couronne périphérique, de soulèvement plus récent, qui se reconnaît à une couleur verte différente de celle du fond même de la feuille ; sur la face inférieure, à leur centre, les cécidies peuvent présenter une ou plusieurs taches brunâtres. Le pourtour des galles est irrégulier. Quant à la surface inférieure, elle est

mamelonnée, et sa partie centrale est généralement déprimée. Ce dernier caractère est d'autant plus accentué que la cécidie est de plus grande dimension ; mais il en est aussi qui ne présentent jamais cette dépression.

Si l'on examine la feuille quelques mois plus tard, en janvier par exemple, on constate que les cécidies sont bien plus boursouflées qu'en automne et que leur confluence semble un peu plus accentuée. En automne les cécidies n'atteignent généralement pas le bord de la feuille, elles en sont séparées par l'auréole que je décrivais dans le paragraphe précédent ; en janvier, au contraire, l'auréole fait défaut, sauf en certains points, d'ailleurs très rares. Il n'y a guère que la pointe de la feuille et les espaces entre deux cécidies qui restent indemnes. La feuille est alors très nettement clivée en deux pellicules, l'une supérieure, l'autre inférieure. La couleur jaune est un peu plus accentuée et étendue ; la feuille n'est plus verte que dans ses parties non atteintes : les taches brunes centrales des cécidies sont un peu plus grandes que précédemment et plus foncées. Dans son ensemble l'organe prend une teinte automnale.

En février et mars (pl. III, fig. 2), c'est-à-dire quelque temps avant l'éclosion, les cécidies présentent les mêmes caractères ; mais en outre, inférieurement, on voit apparaître, au centre des régions brunes, une ou plusieurs petites taches arrondies, ovalaires, ou même irrégulières, grises, translucides. Ces formations, plus minces que le reste de la mine, ont un aspect brillant : lorsqu'on les examine sous certaines incidences, par exemple à 45°, toutes brillent comme de petites pierres précieuses enchâssées dans le tissu foliaire. J'ai donné à ces formations le nom de *diaphragmes*.

Les diaphragmes, d'abord petits, grandissent progressivement pour atteindre les dimensions d'une tête d'épingle. Leur nombre est variable par feuille ; on en compte environ deux, trois, quatre par cécidie, lorsqu'il y a eu confluence ; lorsqu'il n'y a pas eu confluence, chaque galle possède, en général, le sien. Leur nombre est ordinairement inférieur à celui des larves de la mine.

A quoi est due la formation des diaphragmes ? Malgré mon attention soutenue je ne suis pas arrivé à le découvrir d'une

façon certaine et, à ce sujet, je ne puis que formuler une hypothèse. Laboulbène dit que cet espace a été formé « et rendu très mince par la larve prévoyante », pour faciliter sa sortie lors de l'éclosion. Cela, je ne le crois pas. Je ne comprends d'ailleurs pas très bien cette prévoyance, et d'autre part, si cela était, il faudrait admettre que toutes les larves ne sont pas également prévoyantes, puisqu'il y a, pour une cécidie, bien moins de diaphragmes qu'il n'y a de larves. C'est là un fait absolument indiscutable et que j'ai contrôlé sur toutes les feuilles ; la conséquence directe de ce que les diaphragmes sont en nombre moindre que les larves est que celles-ci peuvent éclore au nombre de deux et même trois par le même orifice ; c'est donc bien par erreur que Laboulbène a dit que s'il y a deux ou trois larves dans une même grande mine devenue commune, il y a deux ou trois espaces amincis et transparents préparés à l'avance. En outre, il est à remarquer que cette prévoyance que l'on attribue à ces petits êtres se manifesterait de bien bonne heure, très longtemps avant la naissance, car les diaphragmes apparaissent bien avant la nymphose ; de plus, ce sentiment s'exercerait pendant une longue période, puisque la formation de ces disques est progressive. Je crois plutôt que les diaphragmes sont le résultat de l'action, sur les tissus voisins, de la piqûre faite par la femelle lors de la ponte et que les larves ou nymphes enfermées dans la cécidie ne sont pour rien dans leur formation. Les cellules atteintes par le traumatisme périssent peu à peu, perdent leur protoplasma, leur chlorophylle et se désagrègent : le phénomène n'est pas brusque et d'ailleurs ne peut pas l'être. En examinant une feuille depuis le début jusqu'à la fin, on peut, en effet, constater que le diaphragme est placé à l'emplacement même d'une piqûre, constatation qui est déjà en faveur de la thèse que je soutiens ; de plus, on assiste à la mortification progressive des tissus : d'abord simple petite tache noirâtre, les tissus paraissant seulement comme « mâchés », puis tache brunâtre ou jaune rougeâtre plus étendue, enfin constitution même du disque. N'a-t-on pas ailleurs des exemples de mortification des tissus végétaux à la suite de piqûres faites par les Insectes ? Il n'est pas jusqu'à la régularité même des diaphragmes qui ne soit en faveur de l'opinion que j'émets ici.

Mais, lorsqu'il y a piqûre des tissus par un Insecte, il n'y a pas toujours mort des cellules ; pour une raison quelconque celles-ci résistent et le végétal ne paraît pas affecté. N'est-ce pas ce qui se produit ici, puisque nous voyons que toutes les piqûres ne se transforment pas en diaphragme ? Cela explique que le nombre des disques est inférieur à celui des larves.

Précédemment j'ai montré que des femelles différentes pouvaient pondre, à plusieurs jours d'intervalle, sur une même feuille, car il s'écoule une période de quinze jours à trois semaines entre l'apparition des premières et la mort des dernières. Il en résulte que les organes foliaires peuvent présenter des galles à différents états de développement ; cela est surtout apparent un à deux mois après l'époque de ponte, car ce sont les galles jeunes qui sont susceptibles de présenter le plus de différences entre deux âges. Voici un exemple de ce fait : sur une feuille, pendant la deuxième quinzaine du mois de juin, j'ai trouvé sur la face inférieure deux taches d'âges très différents, une à chaque extrémité de l'organe ; la plus jeune était d'un jaune clair très faible, à peine distinct de la couleur générale de la feuille, avec une petite tache centrale d'un ocre un peu plus foncé ; elle était arrondie mais ni boursouflée, ni déprimée en son milieu ; rien d'apparent sur la face supérieure. L'autre était plus étendue, plus irrégulière, un peu surélevée avec une très légère dépression centrale ;

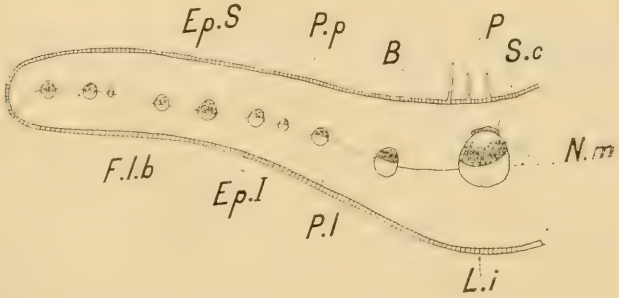


Fig. 23. — Coupe transversale d'une feuille saine de *Buxus sempervirens*, L. — N.*m*, nervure médiane ; B, bois ; L.*i*, liber ; S.*c*, sclérenchyme ; E*p*. I, épiderme de la face inférieure ; E*p*.S, épiderme de la face supérieure ; P, poils ; P.*p*, parenchyme palissadique ; P.*l*, parenchyme lacuneux ; F.*l.b*, faisceaux libéro-ligneux (nervures).

même couleur que la précédente avec une petite tache centrale également plus foncée ; sur la face supérieure on distinguait un

petit point jaunâtre. Cette dernière formation était évidemment un peu plus âgée que la précédente.

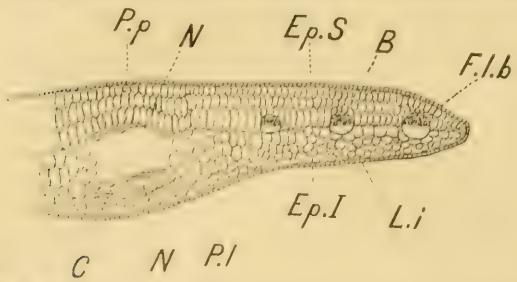


Fig. 24. — Coupe transversale d'une jeune cécidie. — C, cavité de la cécidie ; N, cellules plus ou moins modifiées sous l'action du parasitisme ; les autres lettres comme dans la figure 23.

M. Bouygues, docteur ès sciences, préparateur de botanique à la Faculté des Sciences de Bordeaux, a bien voulu examiner, sur des coupes, les cécidies du *Monarthropalpus buxi* ; je le remercie de son obligeance.

Les mines habitées par les larves de la Cécidomyie du Buis sont toujours établies entre les parenchymes palissadique et lacuneux (fig. 24 et 25). Quelle peut être la cause de ce fait ? Faut-il y voir une raison physiologique ? La cavité de la mine est, en effet, ainsi en communication avec l'atmosphère par les lacunes du tissu lacuneux et par les stomates de la face inférieure de la feuille, de sorte que les larves et les nymphes, logées dans cet espace, ont toujours à leur disposition la quantité d'oxygène nécessaire à leur respiration. Dans les mines âgées, il semble que certains éléments du tissu lacuneux réagissent sous l'influence d'une excitation dont la nature est à déterminer et qui a pour résultat une prolifération plus ou

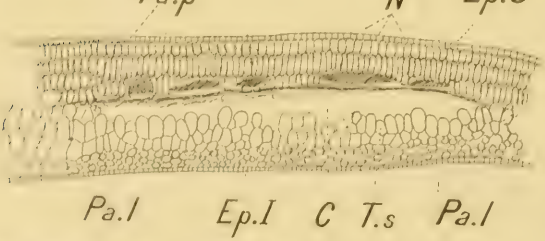


Fig. 25. — Coupe transversale d'une cécidie âgée. — T.s, cellules du tissu lacuneux en voie de prolifération ; les autres lettres comme dans les figures précédentes.

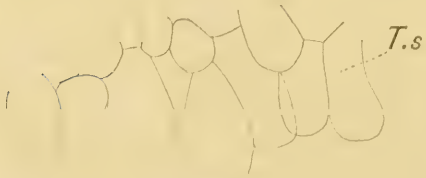


Fig. 26. — Portion du tissu T.s de la figure 25, très fortement grossi.

moins grande de ces éléments vers l'intérieur de la mine (fig. 26). Le tissu palissadique et les faisceaux libéro-ligneux paraissent rester indemnes. Quant aux diaphragmes, ils sont constitués par l'épiderme et deux ou trois assises de cellules du tissu lacuneux ; les cellules sont mortes et réduites à leur seule enveloppe.

X

ENNEMIS NATURELS DE LA CÉCIDOMYIE DU BUIS PARASITISME

La Cécidomyie du Buis, vivant aux états larvaire et nymphal à l'intérieur d'une cavité rigoureusement close de toutes parts, est, durant ces deux périodes de son existence, à l'abri de l'attaque de tous les animaux entomophages ; ni les Oiseaux, ni les Reptiles, Batraciens et Insectes ne peuvent, en effet l'atteindre.

Durant sa vie intrafoliaire, elle est aussi protégée, pour la même raison, contre toute attaque parasitaire d'origine animale ou végétale. Pour ma part, je n'ai jamais vu de parasites de la larve ou de la nymphe de la Cécidomyie du Buis. Laboulbène indique également que lui-même n'a jamais observé de parasites de cet être, pas plus d'ailleurs que Fallou et Cartereau qui, sur sa demande, ont élevé le *Monarthropalpus buxi* en même temps que lui. Par contre, Decaux a signalé l'éclosion d'un parasite (Chalcidien) en 1890. Je n'ai pas vu cet Hyménoptère, ni, à ma connaissance, aucun autre auteur.

A l'état adulte, aucun parasite n'a été signalé ; je n'en ai jamais non plus rencontré, malgré de minutieuses investigations faites sur de très nombreux sujets.

Les Oiseaux font aux adultes de la Cécidomyie du Buis une guerre assez acharnée. J'ai plusieurs fois assisté, au Jardin Public de Bordeaux à ces luttes à outrance où nos malheureux Diptères sont toujours les vaincus. Le va-et-vient des Oiseaux, au milieu des tourbillons de Cécidomyies entourant les pieds de Buis est des plus intéressants à observer ; sans fatigue on passe de longues heures à regarder ce manège incessant.

La Fourmi est un sérieux ennemi de la Cécidomyie du Buis au moment où elle quitte la cécidie qui a abrité les premiers stades de sa vie ; lorsqu'un pied de Buis croît dans les parages d'une fourmilière, un grand nombre des Diptères qu'il héberge succombent ainsi sous les attaques de leur ennemi. Il m'a été donné d'observer la chasse que la Fourmi fait à ce petit être, aussi bien en plein air que dans mon laboratoire ; dans les deux cas, la façon d'agir fut identique et également curieuse. La Fourmi monte le long des branches, passe de rameaux en rameaux, de feuilles en feuilles, explorant l'arbuste en tous sens, en quête d'une proie quelconque. Lorsqu'elle découvre une nymphe sur le point d'éclore, encore en partie embrochée dans sa feuille, et par conséquent sans défense, elle l'attaque aussitôt ; elle la saisit avec ses mandibules, la secoue violemment, l'enlève de son diaphragme et l'emporte tout comme elle emporterait un puceron.

XI

TRAITEMENT DES BUIS PARASITÉS PAR LE MONARTHROPALPUS BUXI

Pour détruire la Cécidomyie du Buis, il ne faut guère songer à combattre l'Insecte adulte. Celui-ci vole et, par conséquent, est très difficile à atteindre, et c'est justement par son vol qu'il est redoutable, parce qu'il se transporte ainsi de régions en régions, semant la contagion sur son passage.

Quant à détruire les larves et les nymphes, c'est bien difficile aussi, même impossible. Le traitement direct a, en effet, peu de chance de réussir, car les individus sont à l'abri dans leurs loges bien closes et rien ne peut les y atteindre. Lorsqu'on asperge les feuilles du Buis avec des insecticides puissants (ce procédé a été tenté), quelques larves peuvent bien être tuées, mais c'est l'exception ; le plus grand nombre, la presque totalité, devrais-je dire, échappe au traitement qui, par suite, est complètement inefficace. Malgré ces insuccès, bien des substances ont été essayées, mais toutes sans résultat; il me semble inutile d'en faire l'historique.

Pour détruire la Cécidomyie du Buis, il est bien un moyen très efficace, car il détruit complètement l'Insecte en voie de développement, mais que je ne recommanderai pas pour les raisons que je vais exposer ici. Ce procédé consiste à effeuiller l'arbuste, de mai en février ; en ce moment, la Cécidomyie est à l'état larvaire et elle meurt par conséquent, à l'intérieur de sa mine, peu de temps après que la feuille a été séparée de sa branche (voir : Physiologie de la larve) ; par suite aucune précaution spéciale n'est à prendre pour éviter la propagation des êtres ainsi enlevés, telle par exemple que la destruction des feuilles par le feu ; il suffit de laisser tomber les feuilles à terre. Le meilleur moment pour effectuer cet effeuillage est la première quinzaine du mois de février ; à cette époque, les cécidies sont bien développées et, par suite, très facilement reconnaissables ; les feuilles malades se distinguent donc rapidement et sans peine de celles qui sont saines, ce qui épargne du temps et évite des erreurs. De plus, étant en hiver, l'arbuste est en repos physiologique et il est moins impressionné par cette opération que si elle avait lieu en été. Mais c'est là un travail très long et par suite fort coûteux ; car il faut rechercher les feuilles malades pour éviter d'enlever celles qui sont saines, ce qui est nécessaire pour ne pas trop léser l'arbuste par l'amputation d'organes indispensables à son existence. Un autre inconvénient de cette méthode, c'est qu'après l'enlèvement des feuilles malades l'arbrisseau est complètement dénudé, car les nouvelles feuilles de printemps ne sont pas encore nées ; il est par suite affreusement laid, beaucoup plus qu'après l'éclosion.

Le seul moyen pratique que l'on ait à sa disposition pour combattre efficacement la Cécidomyie du Buis est d'empêcher l'animal de se reproduire, autrement dit de pondre. Pour cela j'ai imaginé une méthode qui m'a donné de bons résultats ; j'ai été conduit à l'appliquer à la suite d'observations que j'ai faites sur mes arbustes en expérience dans les jardins de la Ville de Bordeaux.

J'ai constaté, en effet, que la Cécidomyie du Buis ne pond pas sur les feuilles souillées. Lorsqu'un pied de Buis est planté le long de la voie publique, n'étant séparé de celle-ci que par

une barrière, il est exposé à toutes les poussières de la rue. Ces poussières s'accolent aux deux faces des feuilles ; la face supérieure peut être lavée par les eaux de pluie ou d'arrosage, la face inférieure beaucoup moins, de sorte qu'elle peut être toujours revêtue par une croûte plus ou moins épaisse. C'est là une observation facile à faire et à la portée de tous. Or j'ai noté que sur les feuilles ainsi saupoudrées de poussière, les pontes de la Cécidomyie sont rares (l'Insecte ne pond que sur la face inférieure, c'est-à-dire sur celle qui justement est la plus souillée). La poussière protège donc le Buis contre la Cécidomyie qui semble éprouver une gêne ou une répulsion à pondre sur une surface sale. L'Insecte s'approche alors des feuilles, voltige autour d'elles, cherche un endroit propice pour se poser et, las de ne pas trouver de régions propres, finit par s'envoler au loin.

Si les poussières naturellement déposées sur les feuilles de Buis empêchent la Cécidomyie de pondre, il semble que les produits sublimés, déposés artificiellement sur les mêmes organes, doivent atteindre le même but. Ce sont là les conclusions auxquelles je suis arrivé ; je les ai mises en pratique et les résultats obtenus ont été des plus favorables. Je dois dire qu'avant moi on s'était servi de la fleur de soufre pour éloigner les Cécidomyies des Buis ; mais c'était là un remède empiriquement employé et non basé sur des études scientifiques antérieures. Non seulement j'ai été conduit à pulvériser du soufre sur les Buis par des recherches poursuivies longtemps, mais encore je préconise un procédé spécial qui m'a été suggéré par l'expérience ; c'est là une méthode de préservation qui m'est donc personnelle.

De mes observations il résulte que ce qui éloigne la Cécidomyie des feuilles du Buis lors de la ponte, ce n'est pas tant la nature de la substance qui est répandue sur celles-ci que le fait que la surface foliaire est sale ; c'est pour cela que la nature de la poussière que l'on insuffle sur les feuilles n'a guère d'influence. J'ai obtenu de très bons résultats avec le soufre et la suie ; je suis persuadé, bien que je ne l'aie pas tenté, qu'on réussirait tout aussi bien avec de la cendre ou tout autre corps.

J'ajouterai même que ce ne sont pas seulement les poussières

qui peuvent jouer un rôle utile pour éloigner le *Monarthropalpus buxi* des feuilles du Buis; il semble qu'il suffit que la feuille soit souillée d'une façon quelconque pour obtenir le résultat désiré. C'est ainsi, par exemple, que j'ai réussi à éloigner ces êtres en aspergeant de la nicotine sur les feuilles de l'arbuste ou même simplement de l'eau savonneuse. Bien entendu ces aspersions étaient toujours faites au moment où la ponte devait avoir lieu. Ici, comme dans toute lutte contre les Insectes, *le traitement doit être appliqué au moment favorable*; trop tôt ou trop tard, il ne donne rien.

Lorsque l'on asperge le Buis d'une substance liquide ou que l'on répand sur lui une matière réduite en fine poussière, dans le but d'empêcher les Cécidomyies femelles de déposer leurs œufs, le principal est de veiller à ce que le corps que l'on emploie adhère à la *face inférieure* de la feuille, car c'est là l'unique lieu de ponte de ces êtres. Si l'on asperge ou saupoudre l'arbuste de la même façon que l'on « sulfate » ou « soufre » la vigne, c'est à peu près comme si l'on ne faisait rien.

Comme substance j'ai choisi définitivement la fleur de soufre qui m'a donné des résultats bien supérieurs à l'emploi de tout autre corps, aussi est-ce elle que je conseille de préférence à tout autre produit. Mais le difficile est de faire adhérer cette fleur de soufre à la face inférieure des feuilles; aussi, avant de l'épandre, je recommande de mouiller les feuilles avec de l'eau au moyen d'un vaporisateur; il faut avoir soin d'humecter surtout la face inférieure de ces organes, en suivant les rameaux de *bas en haut* et en n'omettant aucune petite branche. Immédiatement après on opère de la même façon avec un petit soufflet, muni d'une fine toile métallique à l'extrémité de son tube et contenant la poudre dont on désire saupoudrer l'arbuste. Les particules de la poudre lancées sur la feuille mouillée y adhèrent solidement et cette adhérence persiste lorsque l'eau est évaporée. L'important, dans cette opération, est de ne pas laisser de rameaux indemnes; toute feuille jeune non saupoudrée sera certainement visitée par les femelles et cela d'autant mieux que les autres ne sont pas abordables pour l'Insecte.

L'opération est, sinon difficile, du moins délicate, et doit être faite avec soin; elle ne peut donc être confiée qu'à des ouvriers

consciencieux comprenant toute l'importance du travail à faire. D'autre part, la dépense est infime, car on peut employer des poudres sans grande valeur; le plus coûteux est la main-d'œuvre, car le prix des instruments nécessaires n'est pas non plus très élevé. A propos d'instruments, je recommande instamment de n'employer que des appareils de *très petit volume*, les gros appareils ne pouvant pas passer entre les branches du Buis, qui sont très rapprochées les unes des autres, l'arbuste étant très touffu.

Si la pluie survient après cet épandage, bien des feuilles peuvent être lavées et il peut être nécessaire de recommencer l'opération. On doit commencer le traitement dès que l'on voit voler les premières Cécidomyies; mais, comme la période d'éclosion dure de deux à trois semaines, il peut être utile de renouveler le travail une ou deux fois pendant ce laps de temps, parce que des feuilles peuvent être dépourvues de la couche dont on les a revêtues et aussi parce que ces organes grandissent.

Quel que soit le soin apporté à l'opération que je viens de décrire, il arrive toujours que certaines feuilles reçoivent la visite des femelles et recèlent par conséquent quelques œufs, soit que ces organes n'aient pas été saupoudrés, ou bien que seulement une de leurs parties n'ait pas reçu de la poudre distribuée, ou bien encore qu'une pluie, survenue après le travail, les ait lavés et ait ainsi enlevé la matière protectrice. Il n'y a pas là de quoi se désoler; on a encore à sa disposition un autre moyen d'intervention qui vient heureusement compléter le labeur commencé.

Vers la fin du mois de janvier ou au commencement de février, on visite les arbustes et l'on a soin d'enlever les feuilles gallisées, qui sont alors très facilement reconnaissables. On ne risque pas de détériorer les pieds de Buis, comme cela peut se produire lorsqu'ils n'ont pas été saupoudrés, car, par suite du traitement préventif, peu de feuilles sont atteintes par la ponte des femelles; de plus, le travail est rapide, car peu de feuilles sont malades si le premier travail a été bien fait. Rien de plus facile que de se débarrasser des feuilles coupées; il n'y a qu'à les laisser tomber à terre sans aucune crainte de contagion :

on sait, en effet, que les larves de la Cécidomyie du Buis meurent assez rapidement lorsqu'une feuille ou un rameau a été sectionné.

Tel est le mode de traitement qui m'a donné d'excellents résultats. Je l'ai appliqué pendant trois années, non seulement sur des sujets élevés à mon laboratoire, mais aussi sur des individus vivant en plein air; je n'ai toujours eu qu'à m'en louer. Aussi ne puis-je que le recommander, étant persuadé que tous ceux qui l'emploieront avec soin, comme je l'indique, en seront satisfaits.

Bordeaux, 17 octobre 1912.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

I. — Introduction..... 269
II. — Œuf..... 271
III. — Morphologie de la larve..... 272
IV. — Morphologie de la nymphe..... 281
V. — Morphologie de l'imago..... 288
VI. — Physiologie et biologie de la larve..... 302
VII. — Physiologie et biologie de la nymphe..... 318
VIII. — Physiologie et biologie de l'imago..... 331
IX. — État du végétal parasité par la Cécidomyie du Buis..... 339
X. — Ennemis naturels de la Cécidomyie du Buis. — Parasitisme.. 353
XI. — Traitement des Buis parasités par le *Monarthropalpus buxi*.... 354

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1. — Larve dont la partie antérieure est rétractée; on voit la spatule dans le fond de l'excavation.
Fig. 2. — Larve complètement étendue.
Fig. 3. — Larve dont la partie antérieure est rétractée; on voit la spatule dans le fond de l'excavation.
Fig. 4. — Extrémité antérieure de la larve vue dorsalement.
Fig. 5. — Extrémité antérieure de la larve vue de profil; on aperçoit très nettement la tête, une antenne, la spatule.
Fig. 6. — Portion latérale de deux anneaux; on voit nettement deux papilles avec leur crochet.
Fig. 7. — Extrémité postérieure de la larve montrant la constitution d'un des appendices terminaux.

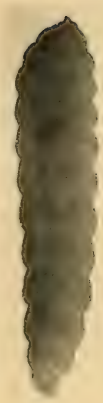
PLANCHE II

Fig. 1. — Face ventrale de l'anneau spatulaire.
Fig. 2. — Nymphe de profil.
Fig. 3. — Balancier.
Fig. 4. — Antenne non encore arrivée à complet développement, à l'intérieur de sa gaine.
Fig. 5. — Aile avec ses nervures et son repli alaire.
Fig. 6. — Extrémité d'une patte montrant les deux pulvilles, les deux crochets et l'empodium.
Fig. 7. — Extrémité postérieure de la femelle.
Fig. 8. — Articles basilaires des antennes.
Fig. 9. — Un œuf inclus dans le parenchyme foliaire, peu après la ponte, vu par transparence.
Fig. 10. — Extrémité antérieure de la tête montrant les deux palpes labiaux.
Fig. 11. — Extrémité postérieure du mâle montrant les deux pinces, les lamelles et le stylet.

PLANCHE III

Fig. 1. — Face inférieure d'une feuille vers le milieu du mois de juin.
Fig. 2. — Faces inférieures de deux feuilles en mars.
Fig. 3. — Face inférieure d'une feuille à la fin du mois de juin.
Fig. 4. — Pied de Buis photographié en juillet.
Fig. 5. — Face inférieure d'une feuille en octobre.
Fig. 6. — Faces supérieures de deux feuilles à la fin du mois de juin.
Fig. 7. — Face inférieure d'une feuille en septembre.

1.



2.

3.

4.

5.

6.

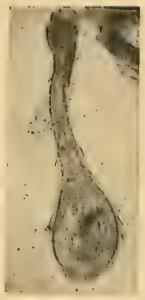
7.

LA CÉCIDOMYIE DU BUIS

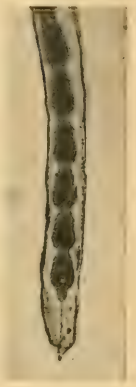
Masson & Cie, Éditeurs.

1.

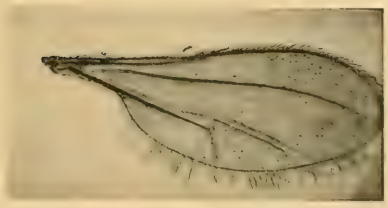
2.



3.

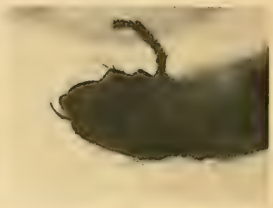


4.



5.

6.



7.

8.

9.

10.

11.

LA CÉCIDOMYIE DU BUIS

Masson & Cie, Éditeurs.

1

2

3.

4.

5.

6.

7.

LA CÉCIDOMYIE DU BUIS

Masson & Cie, Éditeurs.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Les actions polaires dans l'excitation galvanique du Nerf moteur et du muscle, par H. Cardot 1
Deux aberrations intéressantes dans le sous-ordre Phyllopoda conchostraca (gynœkomorphisme et andropleurodimorphisme), par Eug. Daday de Dées 195
Quelques Phyllopodes anostracés nouveaux. Appendice à la monographie systématique des Phyllopodes anostracés, par Eug. Daday de Dées. 207
Les corps adipolymphoïdes des batraciens, par Pierre von Kennel 219
Habitat et géonémie d'Aëpophilus Bonnarei Signoret, par L. Lienhart .. 257
La Cécidomyie du Buis, par J. Chaine 269

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches I, II et III. — La Cecidomyie du Buis (J. Chaine).

2747-13. — Corbeil. Imprimerie Crété.

3589

MBL WHOI Library - Serials

5 WHSE 02528